LIBRARY OF THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE DE BUITENZORG.

(Volume XXII.)

DEUXIÈME SÉRIE.

VOLUME VII.

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG.

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,
Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.
Directeur du Jardin.

(Volume XXII.)

DEUXIÈME SÉRIE.

VOLUME VII.

LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1908.

.N5613
V.22

IMPRIMERIE ci-devant E. J. BRILL — LEIDE.

TABLE DES MATIÈRES.

Pag.

JONG, (A. W. K. de), Quelques remarques sur les plantes cyanogènes 1

ERNST, (A.), Beiträge zur morphologie und physiologie von Pitophora 18

Figurenerklärung zu Tafeln I—IV 53

BERNARD, (Dr. Ch.), Sur une anomalie des fruits de Carica papaya 56

Explication des Figures, Pl. V—VI. 68

CAMPBELL, (D. H.), The prothallium of Kaulfussia and Gleichenia 69

Explanation of Figures. Pl. VII—XIV. 99

ERNST, (A.), Beiträge zur ökologie und morphologie von Polypodium pteropus Bl. 103

Erklärung der Abbildungen, Tafeln XV—XVII. 140

TREUB (M.), La forêt vierge équatoriale comme association. . . 144

ERNST (A.), Untersuchungen über entwicklung, bau und verteilung der infloreszenzen von Dumortiera. 153

Figurenerklärungen zu Tafeln XVIII—XXIV 216

BERNARD (CH.), Quelques mots sur Aseroë Rubra la Bill. Var. Junghuhnii Schlecht 224

Explication des Figures, Pl. XXV—XXVI. 238

ANNALES

DU

JARDIN BOTANIQUE

DE

BUITENZORG.

PUBLIÉES PAR

M. LE DR. MELCHIOR TREUB,
Membre de l'Académie royale néerlandaise des sciences.
Directeur du Jardin.

(Volume XXII.)

DEUXIÈME SÉRIE.

VOLUME VII.

1e PARTIE.

LIBRAIRIE ET IMPRIMERIE
CI-DEVANT
E. J. BRILL
LEIDE — 1908

QUELQUES REMARQUES SUR LES PLANTES CYANOGÈNES.

PAR

A. W. K. DE JONG

I.

L'ACIDE CYANHYDRIQUE DES FEUILLES DU *PANGIUM EDULE*.

L'acide cyanhydrique est engagé dans les feuilles du *Pangium edule* en partie sous forme stable, se dédoublant par l'action de l'enzyme contenue dans les mêmes organes [1]). Mais, si l'on traite ces feuilles par l'alcool absolu bouillant, il y a un dégagement plus ou moins considérable d'acide cyanhydrique, de sorte que ce principe s'y trouve, pour une autre partie, aussi à l'état libre ou quasi-libre [2]).

Sur les indications de M. TREUB, je me suis proposé, d'abord, d'isoler le corps ou les corps cyanogènes des feuilles du *Pangium edule*, et ensuite de rechercher si elles contiennent de l'acide cyanhydrique franchement libre.

LA PRÉSENCE DE GYNOCARDINE DANS LES FEUILLES.

Le corps cyanogène stable des feuilles est obtenu de la manière suivante: les feuilles, aussitôt qu'elles ont été cueillies,

1) M. TREUB, Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes, II, Annales, 2e Série, Vol. VI; voy. 1e tableau IV, p. 90 et les considérations aux p. 91 et 92.

2) Ibid. p. 95 et 98. D'ailleurs, déja dans ses premières recherches, M. GRESHOFF a indiqué que le *Pangium edule* renferme de l'acide cyanhydrique sous forme faiblement combinée.

sont découpées en morceaux assez grands, puis immergées dans de l'eau bouillante, de façon à supprimer aussi rapidement que possible l'action de l'enzyme. On exprime ensuite les feuilles ainsi bouillies. Le suc obtenu est évaporé jusqu'à ce qu'il devienne sirupeux; on le traite alors, à froid et en agitant le mélange, par de l'alcool à 95° ₀. La solution alcoolique est évaporée et le résidu traité par l'alcool absolu. A cette solution alcoolique, on ajoute ensuite de l'éther éthylique jusqu'à ce qu'il ne se forme plus de précipité. La solution est distillée et le sirop qu'on obtient se cristallise facilement. Les cristaux sont lavés à froid par l'acétone anhydre, puis dissous dans ce même dissolvant porté à l'ébullition. Après distillation et évaporation totale, on répète encore deux ou trois fois cette manipulation, jusqu'à ce que le produit soit devenu presque incolore. Les cristaux sont ensuite dissous dans l'acétone anhydre bouillant et la solution est distillée jusqu'à ce que le liquide se trouble: après refroidissement, de magnifiques cristaux se déposent. On répète cette cristallisation jusqu'à ce que le corps soit parfaitement blanc. Puis, le corps est dissous dans une petite quantité d'eau et la solution est évaporée. Les cristaux obtenus après refroidissement sont séchés entre des feuilles de papier à filtrer.

Après dessiccation, à 120°, le corps fond entre 160 et 161° en se décomposant.

0,4250 gr. du corps donnèrent 0,7320 gr. CO_2 et 0,2300 gr. H_2O.

0,3950 „ „ „ „ 0,6745 „ „ „ 0.2062 „ „

0,6760 „ „ „ „ 26,2 c.c. d'Azote à 28°,5 et sous une pression de 706.7 mm.

Ces chiffres correspondent aux proportions suivantes :

C 46,96—46,57 ; H 6,0—5,80 ; Az 4,10.

En calculant les proportions pour la formule $C_{13}H_{19}O_9Az$, on obtient C 46,88 : H 5,70 ; Az 4,20.

1,765 gr. du corps dissous dans 11,905 gr. d'alcool éthylique, élevèrent le point d'ébullition de 0°,485, ce qui correspond à un poids moléculaire de 351. Le poids moléculaire calculé pour la formule $C_{13}H_{19}O_9Az$ est 333.

Quand le corps a été cristallisé après dissolution dans l'alcool absolu, il contient toujours une petite quantité de ce dissolvant qu'il retient même à la température de 100°. Pour s'en débarrasser, il faut faire bouillir le corps dans l'eau.

A la température ordinaire, le glucoside est difficilement soluble dans l'acétone, l'acide acétique et l'acétate d'éthyle: il est fortement soluble dans l'eau et bien soluble dans l'alcool éthylique.

Une solution de 0,4425 gr. du corps dans 25 c.c. d'eau, et examinée dans un tube de 2 dm.. fit dévier le plan de polarisation de + 2°28'. Une solution de 1.6885 gr. du corps dans 10 c.c. d'eau, et examinée dans un tube de 1 dm., fit dévier le plan de polarisation de + 10°30'.

Ainsi $[\alpha]_D^{25°}$ (1,77%) = + 69°,7

$[\alpha]_D^{25°}$ (16,885%) = + 62°,2.

La concentration de la solution a donc influencé sur la déviation.

MM. Power et Lees [1]) indiquent pour la gynocardine, obtenue à partir des semences de *Gynocardia odorata*, les constantes suivantes, que nous indiquons comparativement à celles obtenues pour le glucoside des feuilles de *Pangium*:

	Gynocardine.	Glucoside des feuilles de *Pangium*.
Formule	$C_{13} H_{19} O_9 Az$	$C_{13} H_{19} O_9 Az$
Point de fusion	162—163°	160—161°
Déviation	$[\alpha]_D^{21°}$ = + 72°,5	$[\alpha]_D^{25°}$ (1,77%) = + 69°,7
		$[\alpha]_D^{25°}$ (16,885%) = + 62°,2

L'ACÉTATE DE GYNOCARDINE.

Le glucoside est dissous à chaud dans l'anhydride acétique, et, à cette solution, on ajoute un peu d'acétate de sodium

1) Proc. Chem. Soc. XXI, p. 88.

fondu. Après une heure d'ébullition, au réfrigérant ascendant, on ajoute de l'eau et le mélange est chauffé jusqu'à disparition de l'anhydride.

La solution est filtrée et, après refroidissement, le produit se dépose sous forme de fines aiguilles, groupées en sphères. On filtre et on lave à l'eau. Le corps, qui est parfaitement blanc, fond de 118 à 119°. Comme l'analyse élémentaire ne peut pas donner de résultats satisfaisants en ce qui concerne le nombre des groupes d'acétyle, nous avons saponifié une certaine quantité du corps avec KOH $^1/_{10}$ N. L'ammoniaque qui se forme est distillé et mesuré par titration; le contenu du ballon est titré, puis, après addition d'acide sulfurique en excès, l'acide acétique est distillé et titré.

0,4155 gr. de substance donnèrent 6,9 c.c. de AzH_3 $^1/_{10}$ N; par la saponification se sont formés 52,1 c.c. d'acide $^1/_{10}$ N et, après distillation avec un excès d'acide sulfurique, on a obtenu 46,15 c.c. d'acide acétique $^1/_{10}$ N.

Ces chiffres conduisent à la formule $C_{13}H_{12}O_9(C_2H_3O)_7Az$ qui exige 6,6 c.c. AzH_3 $^1/_{10}$ N, 52,9 c.c. d'acide $^1/_{10}$ N et 46,3 c.c. d'acide acétique $^1/_{10}$ N.

Une solution de 1,228 gr. de la substance dans 25 c.c. de chloroforme, et examinée dans un tube de 2 dm., fit dévier le plan de polarisation de 0°57′.

Ainsi $[\alpha]_D^{18°} = +38°,5$.

MM. Power et Lees ont indiqué les constantes suivantes pour l'acétate de gynocardine (nous mettons en regard celles que nous avons trouvées pour l'acétate du glucoside des feuilles de *Pangium*):

	Acétate de gynocardine.	Acétate du glucoside des feuilles de *Pangium*.
Formule	$C_{13}H_{12}O_9(C_2H_3O)_7Az$	$C_{13}H_{12}O_9(C_2H_3O)_7Az$
Point de fusion	118—119°	118—119°
Déviation	$[\alpha] = +40°,4$	$[\alpha]_D^{25°}$ (4,912%) $= +38°,5$.

Le heptacétate n'est pas (ou très peu) soluble dans l'eau à température ordinaire. Chauffé avec de l'eau, il se dissout et

se dépose après refroidissement. Il se dissout facilement dans le chloroforme et dans l'acide acétique.

Il résulte donc de ces recherches que le glucoside existant dans les feuilles du *Pangium edule* est identique à la gynocardine, glucoside rencontré dans les semences de *Gynocardia odorata*. La structure de cette substance n'est pas encore complètement connue; sous peu, j'aurai l'occasion de publier quelques renseignements à ce sujet.

SUR LA PRÉSENCE D'ACIDE CYANHYDRIQUE LIBRE OU TRÈS FAIBLEMENT COMBINÉE DANS LES FEUILLES DU *PANGIUM EDULE*.

La méthode quantitative appliquée par M. Treub (verser de l'alcool absolu bouillant sur les feuilles et tenir en ébullition pendant quelque temps) avait pour but de réduire autant que possible les chances d'action de l'enzyme. Cependant, malgré les précautions prises, il était encore possible qu'une partie de l'acide cyanhydrique obtenu pût être attribuée à l'action de l'enzyme sur le glucoside. Il fallait donc tâcher de supprimer cette cause possible d'erreur.

Dans ce but, les enzymes étant moins actives à basse température, nous avons fait quelques expériences au-dessous de 0°.

Avant d'en exposer les résultats, il est nécessaire d'indiquer la méthode suivie pour la détermination de l'acide cyanhydrique. Il est en effet important, vu les quantités toujours relativement faibles d'acide libre ou faiblement combiné qui se trouvent dans les feuilles, de prendre certaines précautions.

L'acide est dosé en solution alcaline au moyen d'une solution de nitrate d'argent $^1/_{100}$ N. La solution alcaline contient également le KCl. Il faut toujours prendre des quantités déterminées de cette solution, afin de pouvoir effectuer facilement les corrections nécessaires. En effet, la présence de potasse caustique retarde l'apparition du trouble causé par la formation de AgCl. Si, par conséquent, on a une quantité connue de potasse caustique

en solution, on déterminera facilement la correction, par titrage d'une solution composée de façon identique, mais ne contenant pas d'acide cyanhydrique. Il faut éviter de mettre en expérience une trop grande quantité de potasse caustique, ce qui occasionnerait un trop grand retard dans l'apparition du trouble. Si, dans le titrage, on a ajouté un excès de $AgAzO_3$, il est facile d'y remédier en additionnant une quantité déterminée de KCAz (environ $^1/_{100}$ N, qu'il faut titrer tout de suite après l'avoir employée). Il faut ajouter de cette solution jusqu'à ce que le trouble ait disparu; il est alors facile de doser très exactement la quantité d'acide cyanhydrique.

Tout d'abord, nous avons effectué quelques expériences pour rechercher si l'enzyme [1]) peut décomposer la gynocardine dans une solution d'alcool contenant de faibles quantités d'eau et refroidie à —10°. Au début de ces recherches, j'ajoutais 7 c.c. d'une solution aqueuse de l'enzyme (refroidie à 0°) à 400 c.c. d'une solution alcoolique de gynocardine refroidie à —10°. Je faisais cela pour être dans des conditions analogues à celles d'une expérience faite avec 10 gr. de feuilles (contenant environ 7 gr. d'eau) traitées par 400 c.c. d'alcool absolu.

Après une heure, puis après 5 heures, j'ai titré 200 c.c. du liquide, après adjonction de 10 c.c. de KOH $^1/_{10}$ N. Dans les deux cas j'ai trouvé $2 \times 0{,}8$ c.c. de CAzH $^1/_{100}$ N. La correction était chaque fois $2 \times 0{,}4$ c.c. de CAzH $^1/_{100}$ N. Par conséquent, la quantité d'acide cyanhydrique mise en liberté par l'enzyme pour les 400 c.c. de solution de gynocardine ne dépasse pas $2 \times 0{,}4$ c.c. = 0,8 c.c. de CAzH $^1/_{100}$ N.

Mais, comme on obtient, après une heure comme après 5 heures, une quantité égale d'acide cyanhydrique mis en liberté, il faut en conclure que l'enzyme ne peut pas décomposer le

1) Nous nous sommes procuré l'enzyme des feuilles en soumettant celles-ci à une forte pression. Le jus était précipité par de l'alcool, et la substance obtenue dissoute dans un peu d'eau, puis précipitée de nouveau par l'alcool. Le produit décomposait très rapidement le glucoside en solution aqueuse. L'émulsine au contraire n'attaquait le glucoside que très lentement: il ne se formait que 2 c.c. de CAzH $^1/_{100}$ N. en 24 heures.

glucoside dans ces conditions et que, vraisemblablement, la quantité d'acide cyanhydrique obtenue était formée avant l'adjonction de la solution aqueuse d'enzyme à la solution alcoolique de gynocardine. En effet, il faut quelque temps pour que la solution se mélange à l'alcool; la solution d'enzyme, au moment où on la verse, dilue l'alcool et, pendant un instant, l'enzyme peut agir dans cette solution alcoolique diluée.

L'expérience que j'ai exécutée ensuite concorde avec les résultats obtenus ci-dessus et vient préciser leur signification: A 400 c.c. d'alcool absolu, refroidi à —10°, j'ai ajouté de petits morceaux de papier à filtrer imprégnés, les uns de 3,5 c.c. d'une solution aqueuse de l'enzyme, les autres d'une quantité égale de solution de gynocardine. Il entrait en expérience environ 0,3 gr. du glucoside. Les morceaux de papier étaient congelés avant d'être introduits dans l'alcool à —10°.

Après avoir été introduit dans l'alcool, le papier durci était pulvérisé, et l'alcool immédiatement filtré et distillé.

J'ai obtenu $2 \times 0{,}35$ c.c. de CAzH $^1/_{100}$ N. La correction étant de $2 \times 0{,}3$ c.c., il ne s'était par conséquent pas formé d'acide cyanhydrique.

J'ai fait alors quelques expériences avec des feuilles de *Pangium*. Pour effectuer plusieurs expériences avec des échantillons comparables, il fallait couper chaque feuille en morceaux de poids égal et en autant de morceaux qu'il était nécessaire pour le nombre d'expériences à exécuter. Je laissais ces morceaux de feuilles de côté pendant une heure, afin de laisser à l'acide cyanhydrique formé par la coupure le temps de s'échapper; chaque échantillon était ensuite ajouté à l'alcool absolu placé dans un mortier de cuivre, lequel était plongé dans un mélange de glace et de sel marin qui le refroidissait à —10°.

Les feuilles devenaient très rapidement dures.

Le tableau suivant donne les résultats obtenus (en c.c. de CAzH $^1/_{100}$ N et après correction):

	A	B	C	D	E	F
I	$2 \times 10{,}9$	$2 \times 12{,}8$	*a* $2 \times 4{,}4$	*a* $2 \times 1{,}4$		
			b $2 \times 4{,}7$	*b* $2 \times 19{,}65$		
			$2 \times 9{,}1$	$2 \times 21{,}05$		
	21.8	**25.8**	**18.2**	**42.1**		
II	$2 \times 15{,}4$		*a* $2 \times 5{,}7$		*a* $2 \times 4{,}-$	
			b $2 \times 6{,}4$		*b* $2 \times 12{,}6$	
			$2 \times 12{,}1$		$2 \times 16{,}6$	
	30.8		**24.2**		**33.2**	
III	$2 \times 14{,}3$					*a* $2 \times 6{,}3$
						b $2 \times 6{,}5$
						$2 \times 12{,}8$
	28.6					**25.6**

A. Quantités de CAzH obtenues par addition de 200 c.c. d'alcool absolu bouillant à 10 gr. de feuilles, selon la méthode de M. Treub.

B. Idem, mais par addition de 400 c.c. d'alcool.

C. 10 gr. de feuilles dans 400 c.c. d'alcool absolu à —10°; tout de suite après l'immersion, dès que les feuilles étaient suffisamment dures, elles étaient pulvérisées; j'ai prélevé d'abord 200 c.c. d'alcool que j'ai filtrés, distillés et titrés (*a*); puis j'ai pris le reste de l'alcool, avec les feuilles qu'il contenait, et je l'ai distillé et titré (*b*).

D. Idem, mais les feuilles n'ont pas été pulvérisées et elles sont restées une heure à —10°.

E. Idem, mais les feuilles, non pulvérisées, sont restées 3 heures à —10°.

F. Idem, mais les feuilles sont restées 3 heures à —10°, elles ont été ensuite pulvérisées.

Nous pouvons voir, d'après ces tableaux, que l'acide cyanhydrique a été obtenu à température basse en quantité à peu près égales à celles obtenues dans l'alcool bouillant. En outre, un séjour de 3 heures dans l'alcool absolu à —10° ne suffit pas à supprimer totalement l'action de l'enzyme, si les feuilles n'ont pas été pulvérisées. L'alcool n'a pas pu, pendant ces 3 heures, éliminer totalement l'eau contenue dans les feuilles.

De ces expériences on peut conclure que l'acide cyanhydrique

peut se trouver dans la solution alcoolique, soit à l'état libre, soit faiblement fixé, soit sous ces deux formes simultanément.

Comme la concentration de l'acide cyanhydrique dans l'alcool est faible, il fallait essayer s'il ne serait pas possible d'employer une plus grande quantité de feuilles pour une quantité égale d'alcool.

J'ai à cet effet utilisé des quantités de 10 gr. de feuilles placées respectivement dans 400 (I), 200 (II), 100 (III) c.c. d'alcool absolu à —10° et 10 gr. de feuilles placées dans 200 c.c. (IV) d'alcool absolu bouillant. J'ai obtenu les quantités suivantes d'acide d'acide cyanhydrique $^1/_{100}$ N:

	I	II	III	IV
A	$2 \times 3{,}7$	$2 \times 3{,}6$	$2 \times 7{,}55$	—
B	$2 \times 5{,}9$	$2 \times 5{,}7$	—	$2 \times 6{,}1$

Il résulte de ces expériences que l'enzyme n'agit pas si l'on emploie 10 gr. de feuilles avec 400 ou 200 c.c. d'alcool, mais que 100 c.c. ne suffisent pas à supprimer son action.

Si l'acide cyanhydrique est, dans la solution, engagé dans un corps peu stable, il doit être lié à un aldéhyde ou à une cétone sous forme d'une cyanhydrine. Les cyanhydrines, comme l'a démontré M. Ultee [1]), ne donnent pas de cyanure d'argent avec le nitrate d'argent; il est par conséquent possible de rechercher si l'acide cyanhydrique de la solution est à l'état libre ou faiblement fixé.

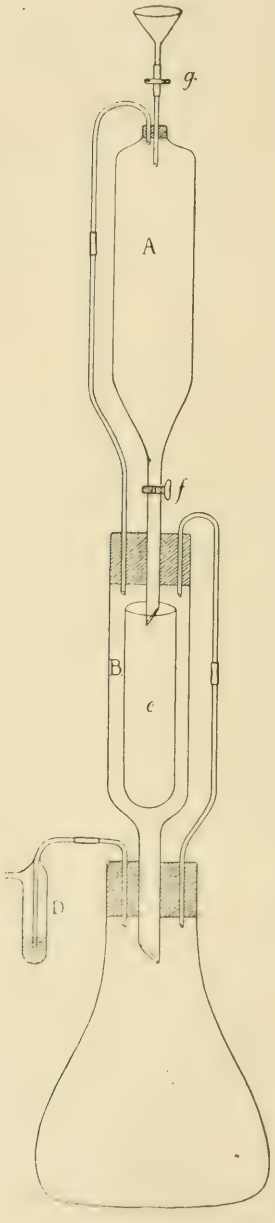
Pour cette recherche il est nécessaire de prendre certaines précautions, car la solution contient aussi de l'acide chlorhydrique et la quantité de CAzH est très faible.

A 200 c.c. de la solution, on a ajouté 10 c.c. de $AgAzO_3$ $^1/_{10}$ N; le précipité est filtré à la pompe après lavages à l'alcool, à l'eau et à l'éther, puis il est traité par l'acide chlorhydrique. Pour éviter les pertes de CAzH, j'ai fait usage de l'appareil suivant (voir la figure).

Il consiste 1° en un entonnoir à robinet (A), où le cyanure d'argent se décompose sous l'action de l'acide chlorhydrique,

1) A. J. Ultee, Bijdrage tot de kennis der Cyaanhydrinen. Thèse, Utrecht 1906.

2° en un tuyau à filtre (B), pour filtrer la solution obtenue, et 3° en un récipient (C) qui contient une quantité de potasse caustique suffisante pour neutraliser l'acide chlorhydrique. Comme filtre, j'ai fait usage d'un cartouche de papier à filtrer. Le filtre, où avait été préalablement récolté le précipité de AgCAz, est placé en A ; on met en C la quantité nécessaire de KOH et on en met également un peu en D. Puis, tous les bouchons sont paraffinés et on verse en A 10 c.c. d'acide chlorhydrique à 5%. Après quelques minutes, on ajoute de l'eau dans le récipient A jusqu'à le remplir presque complètement, et on ouvre le robinet *f*. Après la filtration, on ajoute encore à deux reprises en A de l'eau qu'on laisse filtrer. La solution récoltée en C est alcaline ; on l'acidifie ensuite dans un flacon bouché, muni de deux entonnoirs à robinets, en lui ajoutant un nombre exactement déterminé de c.c. de $AgAzO_3$ $^1/_{100}$ N, et on introduit ensuite, au moyen d'un des entonnoirs, de l'acide chlorhydrique à 5%. Quand il se manifeste un trouble, occasionné par AgCl, on ajoute par l'autre entonnoir à robinet du KOH $^1/_{10}$ N, jusqu'à ce que le trouble ait disparu, et ensuite 20 c.c. de KOH $^1/_{10}$ N. L'acide cyanhydrique est alors titré comme d'ordinaire, et au résultat on ajoute le nombre de c.c. de $AgAzO_3$ $^1/_{100}$ N employés au début.



Pour contrôler si la méthode donne des résultats exacts, j'ai fait des expériences avec des solutions connues de CAzH. La

moitié de ces solutions était titrée par addition de 20 c.c. de KOH $^1/_{10}$ N (méthode directe), le reste était manipulé comme je viens de l'indiquer (méthode indirecte).

J'ai travaillé d'abord avec des solutions aqueuses de CAzH, et j'ai obtenu les résultats suivants:

Volume employé.	Quantité de CAzH $^1/_{100}$ N selon la méthode directe.	Quantité de CAzH $^1/_{100}$ N selon la methode indirecte.
200 c.c.	$2 \times 14{,}8$ c.c.	$2 \times 14{,}85$ c.c.
200	$2 \times 10{,}95$	$2 \times 10{,}95$

J'ai travaillé ensuite avec CAzH en solution alcoolique. Pour éviter la présence dans la solution d'ammoniaque ou d'une autre base, l'alcool est distillé avant l'usage avec une petite quantité d'acide sulfurique. Les résultats furent:

Volume employé.	Quantité de CAzH $^1/_{100}$ N selon la méthode directe.	Quantité de CAzH $^1/_{100}$ N selon la méthode indirecte.
200 c.c.	$2 \times 19{,}5$ c.c.	$2 \times 15{,}8$ (*a*); $2 \times 14{,}95$ c.c. (*b*)

Le déficit est causé par la présence d'une petite quantité d'aldéhyde qui se trouve ordinairement dans l'alcool. La détermination *a* a été exécutée immédiatement après l'addition de CAzH, la détermination *b* une heure plus tard.

Ainsi, en solution alcoolique, il est bien possible que l'acide cyanhydrique se combine avec une petite quantité d'aldéhyde, soit que celui-ci se trouve dans l'alcool lui-même, soit qu'il en existe dans les feuilles de *Pangium*.

Par l'addition d'acide sulfurique à l'alcool, on peut empêcher la formation de la cyanhydrine: dans une solution qui contenait de l'aldéhyde formique et en outre 0,15 gr. d'acide sulfurique par litre, il ne se forme pas de produit d'addition, même après 24 heures: la méthode directe donna $2 \times 15{,}25$ c.c. de CAzH $^1/_{100}$ N et la méthode indirecte $2 \times 15{,}45$ et $2 \times 15{,}35$ c.c. CAzH; cette dernière détermination fut effectuée après 24 heures.

Comme les feuilles de *Pangium* contiennent des sels qui peuvent être décomposés par l'acide sulfurique, il était très vraisemblable que l'alcool, acidifié avec la quantité indiquée d'acide sulfurique, ne contiendrait plus d'acide sulfurique libre après qu'il aurait été ajouté aux feuilles de *Pangium*. Il en résulterait

que l'acide cyanhydrique est alors en état de se combiner avec un aldéhyde ou une cétone. Pour constater si cette prévision est juste, j'ai préparé une solution alcoolique de feuilles de *Pangium* en les pulvérisant dans l'alcool (10 gr. de feuilles dans 200 c.c. d'alcool) rendu préalablement acide au moyen de 0,15 gr. par L. d'acide sulfurique. La solution fut distillée, et au résidu j'ajoutai de l'alcool, de façon à ramener le volume au volume primitif. Puis j'ajoutai de l'acide cyanhydrique.

La méthode directe indiqua $2 \times 18{,}55$ c.c. CAzH $^1/_{100}$ N, la méthode indirecte $2 \times 11{,}70$ c.c. Ainsi, la quantité d'acide sulfurique ajouté ne suffit pas pour éviter l'addition de CAzH à l'aldéhyde qui se trouve dans l'alcool.

Il est nécessaire d'indiquer que la distillation d'une solution, acidifiée par l'acide sulfurique, donne des pertes par suite de la transformation d'une partie de l'acide cyanhydrique. Pour éviter cet inconvénient, avant de la distiller, j'ajoutais du KOH à la solution alcoolique jusqu'à ce qu'elle devînt alcaline, et ensuite, tandis qu'elle bouillait, j'ajoutais goutte à goutte de l'acide sulfurique.

Une solution alcoolique d'acide cyanhydrique (200 c.c.), rendue alcaline par de la potasse caustique, donna par titration directe $2 \times 21{,}15$ c.c. CAzH $^1/_{100}$ N ; par distillation et addition d'acide sulfurique $2 \times 19{,}95$ c.c. Une autre solution donna 2×24 c.c. et $2 \times 22{,}8$ c.c. ; ainsi le déficit est encore d'environ $2 \times 1{,}2$ CAzH $^1/_{100}$ N.

Une solution alcoolique de cyanure de potassium, alcalinisée par quelques c.c. de KOH $^1/_{10}$ N et portée pendant quelques heures à l'ébullition, ne se transforme pas beaucoup : une solution qui contenait $2 \times 21{,}25$ c.c. $^1/_{100}$ N en contenait encore, après deux heures, $2 \times 20{,}25$ c.c. ; une solution aqueuse au contraire se transforme très rapidement.

J'ai exécuté, afin de contrôler la méthode, un certain nombre de déterminations avec des solutions préparées à partir de feuilles de *Pangium*, comme je l'ai indiqué ci-dessus, c'est à dire en leur additionnant du CAzH.

Volume employé.	Quantité d'acide sulfurique ajouté par Litre.	Quantité de CAzH $^1/_{100}$ N obtenue par distillation après neutralisation et addition de H_2SO_4 dilué.	Quantité de CAzH $^1/_{100}$ N Méthode indirecte.
200 c.c.	0,33 gr.	2 × 17,05 c.c. tout de suite	2 × 13,35
400 „	0,38 „	2 × 14,4 „ après 1 jour	2 × 5,75
200 „	0,60 „	2 × 15,15 „ „ „ „	2 × 13,75
400 „	0,70 „	2 × 15,50 „ „ 5 heures	2 × 15,30
400 „	1,40 „	2 × 18,40 „ „ 36 „	2 × 15,90
400 „	2,10 „	2 × 19,— „ tout de suite	2 × 17,15
200 „	4,68 „	2 × 15,90 „ après 2 jours	2 × 14,20

La gynocardine ne donne pas d'acide cyanhydrique si on la soumet à une manipulation analogue.

J'ai alors exécuté des expériences avec des feuilles de *Pangium*. Pour m'assurer que l'acide cyanhydrique ne se combine pas avec des aldéhydes, je me suis servi d'alcool contenant 1,40 gr. H_2SO_4 par Litre. Les feuilles ont été pulvérisées dans l'alcool à —10° (j'utilisais 10 gr. de feuilles pour 200 c.c. d'alcool) et j'ai obtenu les résultats suivants:

Volume employé.	Quantité de CAzH $^1/_{100}$ N obtenue par distillation après neutralisation et addition de H_2SO_4.	Quantité de CAzH $^1/_{100}$ N Méthode indirecte.	Différence.
400 c.c.	2 × 14,25 c.c.	2 × 10,65 c.c.	2 × 3,6 c.c.
400 „	2 × 9,55 „	2 × 7,3 „	2 × 2,25 „
400 „	2 × 7,9 „	2 × 4,5 „	2 × 3,4 „
400 „	2 × 4,75 „	2 × 1,75 „	2 × 3.— „
400 „	2 × 9,8 „	2 × 5,65 „	2 × 4,25 „
400 „	2 × 4,75 „	2 × 2,05 „	2 × 2,7 „

Il résulte de ces expériences que la plus grande quantité de CAzH qui se trouve dans les feuilles de *Pangium* y est *à l'état libre*, et il n'est pas possible de constater avec certitude si elle est accompagnée ou non d'une petite quantité d'acide faiblement fixé. Si nous calculons la moyenne des différences obtenues dans ces déterminations, nous trouvons 2 × 3,2 c.c. $^1/_{100}$ N, tandis que la moyenne des différences obtenues en travaillant avec des

solutions contenant de l'acide cyanhydrique libre (voir le premier tableau) est pour les trois dernières déterminations $2 \times 2,0$ c.c. $^1/_{100}$ N. Il y a donc une différence, il est vrai peu considérable, entre ces deux résultats.

Dans les plantes cyanogènes, il y a un état d'équilibre entre l'aldéhyde ou la cétone, l'acide cyanhydrique et le sucre, et la présence dans les feuilles de tel ou tel composé de ces corps dépendra des proportions relatives des constituants.

Nous pouvons imaginer toutes les combinaisons suivantes des quantités de ces différents corps :

	A	B	C	D	E	F	G	H
CAzH	beaucoup	beaucoup	beaucoup	peu	beaucoup	peu	peu	peu
aldéhyde ou cétone	beaucoup	beaucoup	peu	beaucoup	peu	beaucoup	peu	peu
sucre.	beaucoup	peu	beaucoup	beaucoup	peu	peu	beaucoup	peu

A et H ne peuvent nous donner aucun renseignement sur les conditions d'équilibre de ces corps.

B donnera de la cyanhydrine, en grande quantité, de l'acide cyanhydrique et peu de glucoside.

C donnera de l'acide cyanhydrique en grande quantité, peu ou pas de cyanhydrine, du glucoside et peut être de l'oxyhydrine du sucre.

D donnera du glucoside, de l'aldéhyde en excès et peu ou pas d'acide cyanhydrique libre.

E donnera de l'acide cyanhydrique libre en grande quantité et peu des autres composés.

F donnera de l'aldéhyde libre en grande quantité, peu ou pas d'acide cyanhydrique et peu de glucoside.

G donnera du glucoside et peu ou pas des autres corps.

Je suppose que le glucoside se forme par addition de la cyanhydrine au sucre.

Par conséquent, quand la plante produira davantage d'acide cyanhydrique relativement aux deux autres composés, il existera toujours dans les feuilles de l'acide cyanhydrique libre.

Quand le sucre se trouve dans la plante en quantité faible

relativement aux autres substances, il existera dans les feuilles de la cyanhydrine, de l'acide cyanhydrique et de l'aldéhyde.

Et nous pouvons conclure que chez *Pangium edule* l'acide cyanhydrique se forme en quantité plus grande que les autres composés; le sucre est lui aussi présent en quantités notables, l'aldéhyde ou la cétone existent, mais en proportions relativement minimes.

II.

SUR LA PRÉSENCE DE PHASÉOLUNATINE DANS LES FEUILLES DE *PHASEOLUS LUNATUS*.

Ce glucoside est obtenu par une méthode qui ne diffère que par des détails de celle employée pour isoler la gynocardine des feuilles de *Pangium edule*. La solution aqueuse est évaporée et le sirop obtenu est traité par l'acétate d'éthyle bouillant. La solution est décantée, après refroidissement, on lui ajoute de l'eau et on agite le mélange; on répète cette opération une seconde fois; l'eau dissolvant très facilement le glucoside, et l'acétate d'éthyle n'en dissolvant à température ordinaire qu'une petite quantité, on obtient par ce procédé une solution aqueuse du glucoside. On évapore la solution au bain-marie et le glucoside se sépare en aiguilles colorées en jaune et groupées en sphères. La masse ainsi obtenue est séchée aussi complètement que possible, puis placée sur du papier buvard et ensuite traitée par l'acétate d'éthyle anhydre. On filtre et, dans la solution refroidie, le glucoside se dépose, presque incolore. On répète cette manipulation jusqu'à ce que le produit soit totalement incolore. Il est hygroscopique s'il est séché à 100°; il fond en se décomposant de 141 à 142°. Une solution aqueuse de 2,938% du corps séché à 100° et examinée dans un tube de 2 dm. dévie le plan de polarisation de —1°36′.

Une solution aqueuse de 18% dévie le plan de polarisation de —4°29′.

Donc $[\alpha]_D^{27^\circ}$ (2,938%) = — 27°,2

$[\alpha]_D^{27^\circ}$ (18%) = — 25°

MM. Dunstan et Henry [1]), qui ont obtenu la phaséolunatine des graines de *Phaseolus lunatus*, indiquent comme point de fusion 141° et comme déviation $[\alpha]_D$ (2,7608%) = — 26°,2. Ils n'indiquent pas à quelle température correspond cette dernière formule.

L'enzyme des feuilles, obtenu par le procédé ordinaire, décompose très vite le glucoside.

0,2930 gr. donnèrent 120 c.c. CAzH $^1/_{100}$ N, ce qui correspond à 11,1% de CAzH; la quantité d'acide cyanhydrique correspondant à la formule $C_{11}H_{17}O_6Az$ serait 10,9%.

A 0,7510 gr. de glucoside, dissous dans 120 c.c. d'eau, on a ajouté une petite quantité de l'enzyme. Après quelques jours, la déviation du plan de polarisation ne se modifia plus: elle était de 0°29′ dans un tube de 2 dm. à 26°. Cette déviation correspond à une solution de 0,459% de *d*-glucose, soit 0,551 gr. pour 120 c c. de solution. Or, la formule $C_{10}H_{17}O_6Az$ exige, en effet, 0,547 gr. de *d*-glucose.

La solution donna une osazone dont le point de décomposition était 206°. Après distillation, il était facile de constater la présence d'acétone au moyen d'une solution d'J dans AzH_4J et aussi par la formation de dibenzylidèneacétone. L'émulsine n'attaque la phaséolunatine que très faiblement. J'ai obtenu en 24 heures 4 c.c. seulement de CAzH $^1/_{100}$ N.

Comme je l'ai dit plus haut, MM. Dunstan et Henry ont retiré la phaséolunatine des graines de *Phaseolus lunatus* de l'île Maurice. M. Kohn-Abrest [2]) indique que les graines de cette même plante, provenant de Java, contiennent divers composés qui fondent l'un de 132—134°, l'autre de 125—129°, et le troisième, "beaucoup plus coloré que les précédents, et qui fond entre 118 et 119°."

1) Proc. Roy. Soc. London, Vol. 72, p. 285

2) Comptes rendus, T. 143, p. 83.

A la page 184, cet auteur dit de ces corps qu'ils sont parfaitement blancs et il ajoute: „Je n'affirmerai pas l'existence de l'acétone parmi les produits extraits des pois de Java. Par contre, j'ai constaté, lors du dédoublement, la présence de petites quantités d'alcool".

Comme les feuilles contiennent de la phaséolunatine, il était déjà très vraisemblable que les graines récoltées à Java devaient en posséder également; il m'était facile de le rechercher et j'ai en effet pu isoler la phaséolunatine des graines. Pour cela, je les traitais à l'alcool 96% bouillant, j'évaporais la solution et je faisais agir sur le résidu de l'acétate d'éthyle, comme je l'ai indiqué à propos des feuilles.

J'obtins finalement un corps dont le point de fusion était entre 141 et 142° et dont la déviation du plan de polarisation était la suivante:

$$[\alpha]_D^{27^\circ}\ (2{,}458\%) = -27^\circ{,}1.$$

Peut-être M. Kohn-Abrest n'a-t-il pas eu soin de sécher et de purifier totalement les cristaux.

Ces recherches étaient déjà achevées lorsque MM. Dunstan et Henry firent paraître un mémoire [1]), dans lequel ils ne sont pas non plus d'accord avec M. Kohn-Abrest.

1) Proc. Royal Soc. Series B, Vol. 79, N°. B 532, p. 315.

Buitenzorg, Juillet 1907.

BEITRÄGE ZUR MORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE VON PITOPHORA.

Von

A. ERNST.

(Mit 4 Tafeln.)

Die Gattung *Pitophora* umfasst eine kleine Zahl nahe verwandter Arten, welche in ihrem vegetativen Bau von einigen *Cladophora*arten nur schwer zu unterscheiden sind. Auf Grund ihrer besonderen Fortpflanzungszellen wurden sie 1877 von *Cladophora* durch Wittrock abgetrennt und als Arten der Gattung *Pitophora*, Familie *Pitophoraceae* [1]), beschrieben. Die acht in der Wittrock-schen Monographie, sowie die weiteren seither von Wittrock [2]), Nordstedt [3]), Möbius [4]), Schmidle [5]), u. a. aufgestellten Arten sind, eine Art ausgenommen, ausschliesslich nach Spiritus- zum Teil sogar nach getrocknetem Material beschrieben worden. Leider war Wittrock verhindert, an der von ihm im „Waterlily-house" des botanischen Gartens zu Kew lebend gefundenen *Pitophora kewensis* Wittr. eingehendere Untersuchungen vorzuneh-

1) Wittrock V. B, On the development and systematic arrangement of the Pitophoraceae, a new order of Algae. Nova acta reg. soc. scient. Upsaliensis. Upsala 1877. (Ausführl. Referat in Hedwigia. 17 Bd. 1878. pag. 119–121).

2) Wittrock V. B, Boletim annual Societade Broteriana. fasc. III. Coimbra 1884. pag. 132.

3) Nordstedt C. F. O., De Algis aquae dulcis et de Characeis ex insulis Sandvicensibus. Regia Societas Physiographorum Lundensis. Lund 1878. pag. 19.

4) Möbius M., Beitrag zur Kenntnis der Algengattung Pitophora. Berichte d. deutsch. botan. Gesellschaft. Bd. XIII 1895. pag. 356—361.

5) Schmidle W., Epiphylle Algen nebst einer Pitophora und Dasya aus Neu-Guinea. Flora. 83. Band. 1897: (Pitophora clavifera n. sp. 304/5.)

men. Es weist daher noch heute die Kenntnis vom Bau und der Entwicklung dieser Algen einige wesentliche Lücken auf und über ihre Physiologie und Ökologie ist noch so gut wie nichts bekannt. Als ich während meines Aufenthaltes an *'s Lands Plantentuin* zu *Buitenzorg* in einem Teiche des Gartens und später auch in der Umgebung von *Buitenzorg* eine *Pitophora*art in grosser Menge fand, benutzte ich darum die Gelegenheit, durch Untersuchungen an der lebenden Pflanze und durch Kulturversuche ein vollständiges Bild vom Bau und Leben dieser Alge zu erhalten. Im Besonderen lag mir daran, die *Bildungs- und Keimungsbedingungen der von* Wittrock *und* Möbius *beschriebenen Fortpflanzungszellen festzustellen und zu untersuchen, ob Pitophora ausser der Akinetenbildung etwa noch das Vermögen zur Erzeugung anderer, geschlechtlicher oder ungeschlechtlicher Fortpflanzungszellen zukomme.*

Die Gattung *Pitophora* ist in ihrem Vorkommen auf das tropische und subtropische Gebiet beschränkt, das sie nur in *Amerika* [1]) überschreitet. In *Europa* ist sie im Freiland noch nicht gefunden worden, *Pitophora kewensis* wurde von Wittrock ausschliesslich im Victoria regia Haus des botanischen Gartens zu *Kew* gefunden, wohin sie jedenfalls zusammen mit anderen Wasserpflanzen, wahrscheinlich aus Südamerika (Brasilien), eingeschleppt worden war.

Im Gegensatz zu den weiten Verbreitungsgebieten zahlreicher anderer Süsswasseralgen sind die *Pitophora*arten meistens auf bestimmte Gebiete beschränkt (Möbius l. c. pag. 359). Aus dem Gebiete des *malayischen Archipels* ist bis jetzt nur eine Art bekannt geworden. Sie wurde im März 1862 von E. v. Martens in den Gräben der Befestigungswerke von *Palembang*, Sumatra, gesammelt und von G. v. Martens [2]) als *Cladophora sumatrana Mart.* beschrieben, später als *P. sumatrana* (v. Mart.) Wittr.

1) Wolle Fr., Freshwater Algae of the United States. Bethlehem 1887. p. 130. (P. Oedogonia (Mont.) Wittr.)
De Toni J. B., Über einige Algen aus Feuerland und Patagonien. Hedwigia 1889 28. Bd. pag. 25.

2) Martens G. v., Die preussische Expedition nach Ostasien. Botan. Teil. Die Tange. Berlin 1866. pag. 20.

von Wittrock seiner Gattung *Pitophora* eingereiht. Seither ist diese Art, soweit aus der einschlägigen Literatur [1]) hervorgeht, nur noch einmal, und zwar auf *Java* gesammelt worden. Sie wurde von F. Benecke im April 1892 in einer Pfütze bei *Prambanan* (Djokjakarta, Java) gefunden und 1893 von Möbius [2]) beschrieben.

Das Untersuchungsmaterial zur vorliegenden Studie fand ich in der Zeit von September bis Dezember 1905 im botanischen Garten zu *Buitenzorg* in den Teichen des unteren Gartenteils, in welchem die Strand-, Sumpf- und Wasserpflanzen Platz gefunden haben, in grosser Menge vor. Am 6. Oktober 1905 sammelte ich die gleiche Alge in den Reisfeldern am Wege von Buitenzorg nach *Kota-Batoe* und im März 1906 fand ich sie in grossen schwimmenden Rasen in einem der Fischteiche des Lustgartens der früheren Sultane von Lombok zu *Narmada* auf der Insel *Lombok*.

Pitophora sumatrana Wittr. wurde, wie Wittrock mitteilt, auf Grund eines spärlichen und schlecht erhaltenen Materials beschrieben und Möbius lagen nur sterile Exemplare vor. Trotzdem die Art also bis jetztnur ungenügend charakterisiert worden ist, stehe ich nicht an, die von mir gesammelte und untersuchte Art ebenfalls als *P. sumatrana* Wittr. zu bezeichnen. Aus den nachfolgenden Ausführungen wird zwar hervorgehen, dass die meisten der in den bisherigen Beschreibungen der *Pitophora*arten aufgestellten unterscheidenden Merkmale, (verschiedene Dimensionen der Scheitel- und Segmentzellen, Gestalt und Dimensionen der Dauerzellen) den Pflanzen eines Standortes zukommen können und in Kulturen unter verschiedenen Existenzbedingungen Dimensionen- und Gestaltsänderungen erfolgen, welche ungefähr der gesamten Variationsbreite aller bis jetzt aufgestellten Arten entsprechen. Dagegen unterscheidet sich die von mir untersuchte *Pitophora* wie die Wittrock'sche *P. sumatrana*

1) De Toni J. B., Sylloge Algarum. Vol. I. 1889. (Fam. Pitophoraceae, p. 384—389).
De Wildeman E., Prodrome de la flore algologique des Indes Néerlandaises, Batavii. 1897—99.
— — Les Algues de la Flore de Buitenzorg. Leiden 1900. p. 88.

2) Möbius M., Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Javas. Berichte d. deutschen botan Gesellschaft. Bd. XI. 1893. pag. 122.

von den meisten anderen Arten durch das *vollständige Fehlen von Haftorganen.* Es dürfte also, wenn einmal ein zukünftiger Bearbeiter der noch so sehr im Argen liegenden Systematik der *Cladophoraceen* die für einzelne Pitophoraarten angegebenen Merkmale für die Artunterscheidung als ungenügend betrachten und eine Vereinigung der bisherigen zu einigen wenigen Arten vornehmen wird, *Pitophora sumatrana* als eine dieser Arten bestehen bleiben.

I. Bau und Entwicklung von Pitophora sumatrana (Mart.) Wittr.

Pithophora sumatrana (Mart.) Wittr. gehört mit den anderen Arten der Gattung zu den *verzweigten Cladophoraceen* mit Scheitelwachstum der Hauptachse und der Seitenäste. Wachstum und Zellbildung sind fast ausschliesslich auf die Scheitelzellen beschränkt. Nur in seltenen Fällen teilen sich auch die jüngsten, unmittelbar vorher von der Scheitelzelle abgegliederten Zellen nochmals, unter Bildung zweier, ungefähr gleich langer Segmentzellen. Die Verzweigung ist eine spärliche. Sie erfolgt wie bei *Cladophora* in der Weise, dass die Gliederzellen der Achse an ihrem apikalen Ende eine Ausstülpung treiben, welche zu einem zilindrischen Schlauche heranwächst und hernach durch eine Wand als Seitenzweig mit eigenem, wachstumsfähigem Scheitel abgegrenzt wird. Die Zweigbildung wird an der Basis einer Achse eingeleitet und schreitet von den ältesten Segmenten akropetal nach den jüngeren Partien hin fort, so dass also zu jeder Zeit an einem Sprosse die Länge der Seitenäste an der Basis am grössten ist und gegen die Spitze hin regelmässig abnimmt.

Zwei Merkmale sind charakteristisch für die vegetative Gestaltung von *Pitophora.* Das eine besteht darin, dass die Seitenäste stets einen bedeutend geringeren Durchmesser aufweisen als die Hauptachse und ihren Ursprung nicht wie bei *Cladophora* unmittelbar unter der apikalen Querwand ihrer Mutterzelle nehmen, *sondern in einiger Entfernung, in einem Abstand von* $^1/_2$—$^3/_4$ *des Zelldurchmessers, von derselben angelegt werden.* (Fig.

30, Tafel IV.) Auch in späteren Stadien der Entwicklung sind an *Pitophora* die Seitenäste nach Stellung und Gestalt stets leicht von der Achse zu unterscheiden, während bei *Cladophora* vielfach nach der Bildung eines Seitenastes Lagenveränderungen von Mutter- und Tochterzelle in der Weise erfolgen, dass unter partieller Verdrängung des Hauptsprosses durch den heranwachsenden Seitenast eine Gabelstellung beider zu Stande kommt. Das andere, etwas weniger scharf ausgeprägte Merkmal besteht darin, dass, im Gegensatz zu der Segmentierung von *Cladophora* in ungefähr gleich lange Gliederzellen, die Segmentzellen eines und desselben Sprosses von *Pitophora* sehr verschiedene Längen besitzen und die Länge der Zellen stets *ein Vielfaches ihres Durchmessers beträgt.* Am ungleichmässigsten und zugleich am bedeutendsten sind die Dimensionen der Astglieder. Auffällig ist bei der Bildung der Seitenäste auch der Umstand, dass die Trennungswand, welche den jungen Seitenast von seiner Bildungszelle abteilt, vielfach erst sehr spät, nachdem die Astanlage die zwei bis mehrfache Länge der Mutterzelle erreicht hat, angelegt wird. Nicht selten unterbleibt an der Abzweigungsstelle, an welcher bei *Cladophora* stets eine Querwand ausgebildet wird, die Anlage einer solchen ganz, und erst später teilt sich, wenigstens bei *P. sumatrana*, der lange Seitenast durch eine Querwand in eine Scheitelzelle und ein Basalstück, das mit der Mutterzelle im Hauptfaden in Verbindung bleibt.

Der Durchmesser der Zellen von *Pitophora sumatrana* ist an Pflanzen desselben Standortes sehr verschieden und, wie die Untersuchung des Materials von 3 Standorten ergab, offenbar in starkem Maasse von den äusseren Bedingungen abhängig. Auch die Zellen eines Fadens zeigen beträchtliche Dickenunterschiede und an langgestreckten Zellen ist oft ein Unterschied der Durchmesser an Basis und Scheitel oder an den Enden und der Mitte bis zu 5 μ nachzuweisen. Der Durchmesser der Zellen in den Hauptästen der Buitenzorger Pflanzen beträgt zwischen 88 und 123 μ. In einzelnen der im Laboratorium gehaltenen Kulturen sank er bei ungünstigen Lebensbedingungen auf 46

bis 81 μ. An der in den Fischteichen von *Narmada* (Lombok) gesammelten *Pithophora* dagegen schwankte der Durchmesser der Hauptachsenglieder von 85—140 μ. Die angegebenen Maasse stimmen ungefähr mit denjenigen überein, die Möbius für die in Ostjava gesammelte *P. sumatrana* (100—140 μ) mitteilt, sind dagegen ziemlich geringer als diejenigen Wittrocks für *P. sumatrana* von *Palembang*. Wittrock unterscheidet in seiner Besprechung der *Pitophora*arten stets zwischen den Grössenverhältnissen der *vegetativen* und der *fertilen*, d. h. der mit *Akineten* versehenen Sprosse. Als Durchmesser der ersteren gibt er für *P. sumatrana* 115—180 μ, im Durchschnitt 137 μ an, für die letzteren 105—150 μ, im Mittel 127 μ. Minimum und Maximum der Fadenbreite liegen also, wenn alle bisherigen Angaben berücksichtigt werden, sehr weit, bis 140 μ auseinander. Die Unterscheidung verschiedener Dimensionen „steriler" und „fertiler" Individuen, die sich in den Wittrock'schen wie anderen Beschreibungen von *Pitophora*arten vorfindet, ist für *Pitophora sumatrana*, wahrscheinlich auch für alle anderen Arten unhaltbar, *da unter bestimmten Kulturbedingungen in allen Individuen eines gemischten Rasens Akinetenbildung erfolgt, die „sterilen" Pflanzen also nur ein früheres Entwickelungsstadium der „fertilen" darstellen.*

Die Länge der Fadenglieder ist sehr verschieden; sie kann an einem Sprosse das 5 bis 20 fache des Zelldurchmessers betragen. An ungestört gewachsenen Achsen nimmt sie von den basalen zu den jüngsten Gliedern bis auf das doppelte zu; die Scheitelzelle übertrifft, besonders wenn sie vor einer Teilung steht, alle Gliederzellen bedeutend an Länge. Die gestrecktesten Segmente finden sich in den Seitenästen; in einzelnen Fällen mass ich Zellen von 3—4,4 mm Länge bei einem Querdurchmesser von 90 bis 110 μ.

Nach Wittrock unterscheidet sich *P. sumatrana* von allen anderen Arten durch auffallend spärliche Verzweigung. Die Seitenäste entspringen einzeln, nur ausnahmsweise zu zweien von jeder oder, an schwächeren Exemplaren, je von der zweiten oder dritten Segmentzelle des Hauptfadens. Auch an den basalen

Teilen desselben sind sie weniggliedrig; sie bestehen aus 2 bis 4 langen Gliederzellen und einer gegen die Spitze hin vielfach stark verschmälerten Scheitelzelle. Der Durchmesser ihrer Gliederzellen misst 20 oder mehr μ weniger als derjenige der Mutterzelle des Astes im Hauptfaden. Die Stellung der Seitenäste an der Hauptachse ist nicht streng geregelt, gewöhnlich aber doch auf grössere oder kleinere Strecken hin eine *unilaterale*. Die Anlage und Ausbildung von Seitenästen zweiter Ordnung unterbleibt bei *P. sumatrana*, im Gegensatz zu anderen Arten, fast immer. Seitenäste noch höherer Ordnung werden gar nicht erzeugt. Auch *accessorische* Seitenäste, d. h. solche, die nicht in normaler Stellung unterhalb der vorderen Querwand, sondern an beliebiger Stelle ihren Ursprung nehmen, habe ich an *P. sumatrana* nicht beobachtet.

Wittrock unterscheidet am Vegetationskörper von *Pitophora* den aus der Hauptachse mit ihren Verzweigungen bestehenden und später die Fortpflanzungszellen liefernden sogenannten *cauloiden Teil*, das *Cauloid*, und den *rhizoiden* Teil, das *Rhizoid*. Dieses ist bei den einzelnen Arten verschieden gestaltet. Im allgemeinen ist es nicht segmentiert und auch nur wenig verzweigt; es dient der Befestigung der Alge am Substrate oder an schwimmenden oder flutenden Wasserpflanzen, ist aber auch im Stande, sich völlig frei zu entwickeln. Dem gleichen Zwecke, wie das bei der Keimung entstandene Rhizoid, dienen an der älteren Planze vielfach auch einzelne Äste des *cauloiden* Teiles. Sie entwickeln sich rhizoidenähnlich, indem sie sich an ihrem Scheitel handförmig oder geweihartig verzweigen, während eine Segmentierung durch Querwände wie im Rhizoid unterbleibt. Am zahlreichsten und am schönsten ausgebildet fand Wittrock diese Organe bei der terrestrisch lebenden *P. Oerstedtiana*, Möbius beschrieb sie eingehend für eine aus Australien stammende Form der *P. affinis*. Auch anderen, von Wittrock und anderen Algologen beschriebenen Arten kommen diese Organe zu. Sie fehlen dagegen nach Wittrock bei *Pithophora aequalis* und, wie ich nach Durchmusterung eines reichhaltigen und unter sehr verschiedenartigen Verhältnissen ge-

wachsenen Materials bestätigen kann, auch völlig bei *P. sumatrana*. Wie im zweiten Teil der Arbeit (pag. 31) näher ausgeführt ist, entstehen die den anderen Arten zukommenden Haft- oder Greiforgane bei *Pitophora sumatrana* auch dann nicht, wenn sie unter Bedingungen kultiviert wird, welche bei zahlreichen anderen Algen die Ausbildung analoger Organe begünstigen oder direkt veranlassen. Es besteht also, wenn die Wittrock'sche Unterscheidung von Cauloid und Rhizoid dieser einfach gebauten Pflanzen beibehalten werden soll, *P. sumatrana* ausschliesslich aus *Cauloiden*. Ausser Pflänzchen mit dem bis jetzt beschriebenen Habitus trifft man in fast jedem *Pitophora*rasen noch andere, deren Haupt- und Nebenachsen ganz oder teilweise eine eigentümliche Gliederung in längere inhaltsarme und kurze inhaltsreiche Zellen aufweisen. Die letzteren sind vielfach mit stark verdickter Membran versehen und zeigen auch sonst alle Merkmale von *Dauerzellen*. Sie stellen eine besonders ausgebildete Form der bei vielen *Cladophoraceen* vorkommenden *Akineten* dar. Nach Oltmanns [1]) entstehen die Dauerzellen der *Cladophoraceen* in verschiedener Weise und aus verschiedenartigen Organen. Bei *Acrosiphonia* und einzelnen *Cladophora*arten (*Cladophora glomerata, fracta*) sind es die rhizoidenähnlichen Teile, in welchen sich die Reservesubstanzen anhäufen und welche, wenn die übrigen Teile der Alge in ungünstigen Perioden absterben, am Leben bleiben und später unter günstigen Bedingungen neue Sprosse hervortreten lassen. Bei anderen *Cladophora*arten, bei *Rhizoclonium*, *Chaetomorpha* können auch die im Wasser flottierenden Sprosse zur Bildung von Dauerorganen herangezogen werden. Bald werden ganze Zweige, bald nur einzelne Zellen mit Reservestoffen gefüllt und gewöhnlich auch deren Membranen stark verdickt. Die inhaltsreichen, dickwandigen Zellen oder Zellgruppen sind *Akineten*. Nach kürzerer oder längerer Ruhe wachsen sie zu neuen Zellreihen aus, liefern vielleicht auch, es ist dies allerdings noch nicht völlig sicher, unter besonderen

1) Oltmanns F., Morphologie und Biologie der Algen. Iena. 1904. Bd. I pag. 263.

Verhältnissen *Planosporen*. Zur Bildung ähnlicher Akineten sind nach Wittrock auch einzelne *Pitophora*arten befähigt; ausserdem bilden aber jene Arten, bei *Pitophora sumatrana* ist es ausschliesslich der Fall, auch die regelmässig mit längeren zilindrischen Zellen abwechselnden kleineren, tonnen- oder eiförmigen Dauerzellen. Die Entwicklungsgeschichte derselben ist einfach und leicht festzustellen.

Der Entstehung der Dauerzellen geht stets das „vegetative" Stadium, d. h. die Differenzierung der Pflanze in interkalare, astbildende Segmentzellen und wachstumsfähige Scheitelzellen voraus. Sowohl die Segment- wie die Scheitelzellen der Haupt- und Nebenachsen sind zur Akinetenbildung befähigt. Es ist dieser Vorgang namentlich mit Veränderungen und Umlagerungen des Zellinhaltes verbunden. Vor der Bildung der Dauerzellen unterscheidet sich der Inhalt der Segment- und Scheitelzellen von *Pitophora* wenig von demjenigen der *Cladophora*zelle. Der grösste Teil des Zellumens wird von dem grossen Saftraume eingenommen. Das Protoplasma bildet einen gleichmässig dicken Wandbelag, in welchem in einer mittleren Schicht der Chloroplast mit seinen Pyrenoiden und Stärkeeinschlüssen, in den innersten Schichten dagegen die Zellkerne, 30—50 anZahl, vorkommen. Querwände und Seitenwand sind auffallend dünn, noch bei 180 facher Vergrösserung erscheinen sie im mikroskopischen Bilde als dünne Linien und selbst bei starker Vergrösserung ist eine Schichtung derselben, wie sie für *Cladophora* bekannt ist, nicht wahrnehmbar. Auch eine Inkrustation der Membranen mit kohlensaurem Kalk, wie sie Schmidle (l. c. pag. 305) bei *Pitophora clavifera* in starkem Maasse ausgebildet fand, war an keinem der drei Standorte, von denen mir Material von *P. sumatrana* zur Verfügung stand, erfolgt.

Die Bildung der Dauerzellen in den Glieder- und Terminalzellen wird dadurch eingeleitet, dass in den betreffenden Zellen ein grosser Teil des Plasmas mit Chloroplast, Pyrenoiden, Stärkekörnern und einer grösseren Zahl von Zellkernen gegen die akropetale Querwand hinwandert und dort nach und nach unter Verdrängung des Zellsaftes das Zellumen vollständig ausfüllt. Gleichzeitig erfährt der inhaltsreicher werdende Teil der

akinetenbildenden Zelle eine Gestaltsveränderung, er wird tonnen- oder eiförmig. Durch eine Querwand, welche nach Art der gewöhnlichen Teilungswände der *Cladophoraceen* als Membranring angelegt wird und allmählig nach Innen vorwächst, wird hierauf der inhaltsreiche, dunkelgrün oder fast schwarz erscheinende Teil der Zelle von dem inhaltsärmeren, gewöhnlich 4 oder 5 mal längeren, abgetrennt.

Die *Dauerzellen* (*Akineten*) von *P. sumatrana* sind von sehr verschiedener Grösse und Gestalt. An den Pflänzchen desselben Rasens, hie und da auch an einem einzigen Faden, trifft man stark erweiterte, eiförmige (Fig. 8 Taf. II), tönnchenförmige (Fig. 9 Taf. II) und kürzere, fast kugelige Formen (Fig. 10 Taf. II). Indessen ist gerade für *P. sumatrana* charakteristisch, dass lange nicht in allen dauerzellenbildenden Segmenten während der Inhaltswanderung auch eine solche Erweiterung des apikalen Endes eintritt. Man findet fast ebenso häufig vollkommen zilindrisch gestaltete Akineten (Fig. 1—3 Taf. I), deren Durchmesser demjenigen der früheren Segmentzelle und der entstandenen Restzelle gleich geblieben ist. Auch die aus den Terminalzellen hervorgegangenen Akineten haben verschiedene Form. Sie entstehen aus dem Scheitel der Terminalzelle und sind, wenn während ihrer Entstehung kein Dickenwachstum erfolgt, zilindrisch, am Scheitel kegelförmig zugespitzt (Fig. 3 und 6 Taf. I). Findet dagegen eine Verbreiterung des Fadenscheitels statt, so nehmen sie eiförmige (Fig. 12 Taf. II), lanzettliche (Fig. 4 Taf. I) oder auch keulenförmige Gestalt an (Fig. 31 Taf. IV).

Länge und Breite der interkalar entstandenen wie der endständigen Dauerzellen sind abhängig von Länge und Breite ihrer Mutterzellen und offenbar auch vom Ausbildungsgrade des Protoplasten und seiner Einschlüsse. Die Dimensionen der Dauerzellen sind daher ebenfalls innerhalb weiter Grenzen veränderlich. Wittrock gibt für *P. sumatrana* eine durchschnittliche Länge der Akineten von 375 μ, eine mittlere Breite von 106 μ an. In meinem Untersuchungsmaterial blieben allerdings die grössten Dauerzellen, wenigstens in der Länge, hinter den angeführten Durchschnittszahlen zurück. An Pflänzchen mit einem

Durchmesser vegetativer Zellen von 81 μ betrug die Länge der Sporen 86—211 μ, ihr Querdurchmesser 82—110 μ. An stark entwickelten Pflanzen mit 120 μ Fadendicke betrug ihre Länge 125—340 μ, ihre Breite 125—150 μ. Die Maasse der terminalen Dauerzellen sind von denjenigen der interkalaren nicht wesentlich verschieden.

Der Übergang zur Akinetenbildung erfolgt weder an den natürlichen Standorten noch in den Laboratoriumskulturen in allen Zellen einer Achse und ihrer Verzweigungen gleichzeitig. Gewöhnlich beginnt er an der Basis oder an der Spitze der Achse und schreitet gegen den anderen Pol vorwärts, so dass man die von einer Dauerzelle während ihrer Ausbildung durchlaufenen Stadien in auf- oder absteigender Reihenfolge in den aufeinanderfolgenden Segmentzellen vorfindet. Weniger häufig als in der beschriebenen Anordnung entstehen die ersten Dauerzellen in der Mitte des Zellsystems, während nach oben und unten noch ungeteilte Segmentzellen vorkommen.

Das weitere Verhalten von Pflanzen, an welchen die Gliederung der Segmentzellen in inhaltsarme und inhaltsreiche Tochterzellen erfolgt ist, ist verschieden. Nicht selten sieht man die kurzen, dunkelgefärbten Zellen bald nach ihrer Bildung einen oder 2 Keimschläuche treiben (Fig. 7 Taf. I, Fig. 16 u. 17 Taf. III), welche in der Folge zu Ästen heranwachsen, die in ihrer Stellung im Sprossysteme und in ihrem weiteren Verhalten mit den Seitenästen erster Ordnung völlig übereinstimmen (Fig. 19 Taf. III *a* und *b*). Bei dieser Art der Weiterentwickelung wandert während des Wachstums des Keimschlauches der grösste Teil des in der Tönnchenzelle enthaltenen Plasmas und Reservematerials in den entstehenden Seitenast hinein und schliesslich ist die vorher vollgepfropfte Zelle nicht mehr inhaltsreicher als die Schwesterzelle, welche mit ihr aus der Segmentzelle hervorgegangen ist. In der Regel aber werden die inhaltsreichen Zellen zu wirklichen *Dauerzellen*. Ihre Membran wird stark verdickt und lässt bald eine deutliche Schichtung erkennen. Der Inhalt der Zelle behält die dunkle Färbung bei, eine Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes und damit eine Verfärbung des Zellin-

haltes, wie sie an den Dauerzellen vieler anderer Algen erfolgt, wurde nicht beobachtet. Im Plasma der Akineten von *P. sumatrana* sind, nach geeigneter Färbung und Aufhellung des mit Chromessigsäure fixierten Materials, wie in den Akineten von *P. affinis* (Möbius 95 pag. 357) die zahlreichen Zellkerne sichtbar. Eine Abnahme ihrer Zahl infolge Verschmelzung oder eine durch weitere Teilung bewirkte Zunahme der Kernzahl findet weder während der Bildung der Dauerzelle, noch während der Ruhezeit statt.

Aussehen und Verhalten der zugleich mit den Dauerzellen entstandenen Restzellen sind je nach dem Plasmareichtum ihrer Mutterzelle und dem zur Akinetenbildung verwendeten Anteil verschieden. Bei der Akinetenbildung grosser, inhaltsreicher Segmente bleibt der Restzelle an Plasma und Reservematerial häufig so viel, dass sie später noch eine zweite Dauerzelle zu erzeugen und mit Inhalt auszurüsten vermag (Fig. 5 Taf. I). Nach der Teilung wenig kräftiger Segmente dagegen erscheinen die Restzellen häufig farblos und völlig erschöpft. Gewöhnlich sind sie aber noch vollkommen lebensfähig und die mikroskopische Untersuchung lässt erkennen, dass in dem dünn gewordenen Cytoplasmaschlauche alle notwendigen plasmatischen und nicht plasmatischen Einschlüsse in genügender Menge vorhanden sind. Die stärkste Reduktion erleidet das Chromatophor. Während dasselbe in der Mutterzelle einen nur von kleinen Lücken durchbrochenen Hohlzilinder bildet, in welchem Pyrenoide und Stärkekörnchen in grosser Zahl vorhanden sind, finden sich von demselben in der inhaltsarmen Restzelle nur noch zerstreute Scheibchen oder pyrenoidenumschliessende Körner, die wahrscheinlich durch unsichtbar feine Streifen des Chromatophors mit einander verbunden sind. Die Untersuchung von Dauerpräparaten zeigt auch, dass diesen Zellen ebenfalls noch eine Vielzahl von Kernen zukommt, die sich in ungefähr gleichen Abständen im Plasmawandbelag verteilen und unter günstigen Bedingungen wohl auch teilungsfähig sind. Es sind also die Restzellen keineswegs in dem Maasse erschöpft, dass sie, wie Wittrock meint, zu jedem weiteren Wachstum und zu neuer Zellbildung untähig

wären. Nur eine Fähigkeit scheint ihnen allerdings nicht mehr zuzukommen, diejenige zur Bildung von Seitenästen. Es ist dieses Vermögen völlig an die Dauerzellen übergegangen. Mit der Ausbildung der Akineten wird aber doch im Allgemeinen die Entwicklung einer *Pitophora*pflanze beendigt und unter ungünstigen Vegetationsbedingungen, welche wohl auch den Anstoss zur Dauerzellenbildung geben, sterben die Restzellen wie diejenigen Segmentzellen, die keine Akineten lieferten, langsam ab. Die Membranen der abgestorbenen Zellen gehen in Verwesung über. Die Dauerzellen allein bleiben zurück und überdauern infolge ihrer besonderen Anpassung und Ausrüstung ungünstige Perioden, denen die Pflanze an einzelnen Standorten regelmässig ausgesetzt sein mag.

Die Keimung der Dauerzellen von *P. sumatrana* erfolgt je nach den äusseren Bedingungen nach kürzerer oder längerer Ruheperiode. Sie ist nicht wesentlich verschieden von dem Austreiben der noch zwischen den Restzellen eingeschlossenen, frisch gebildeten Dauerzellen. Unter Sprengung der äusseren Membranschichten entstehen seitlich papillenartige Hervorwölbungen, welche bald zu zilindrischen Schläuchen mit Scheitelwachstum werden (Fig. 20—29 Taf. III). Vielfach wird bei der Keimung einer Dauerzelle ein einziger Keimschlauch erzeugt, der zu einer Hauptachse heranwächst, deren Segmentzellen das Vermögen zur Bildung von Seitenästen zukommt. Zwei Keimschläuche entstehen nur ausnahmsweise (Fig. 25 Taf. III) auf derselben Seite der Akinete, gewöhnlich sind ihre Anlagen entgegengesetzt gerichtet, ohne dass aber hiermit eine verschiedene Polarität und damit eine verschiedene Weiterentwickelung verbunden wäre. Beide Keimschläuche entwickeln sich zu gleichen Zellsystemen, zu *Cauloiden*. Sie sind homolog den Seitenästen, welche am apikalen Ende der Segmentzellen oder an den aus diesem Ende erzeugten inhaltsreichen und sofort astbildenden Dauerzellenanlagen gebildet werden. Sie unterscheiden sich von den gewöhnlichen Seitenästen durch ihr intensiveres Wachstums-, Teilungs- und Verzweigungsvermögen, das auch den schon im Zellverbande der Mutterpflanze austreibenden Dauer-

zellenanlagen abgeht. Es entspricht also, mit anderen Worten, jede neu entstehende Pflanze demjenigen Teil des Verzweigungssystems der Mutterpflanze, welcher aus dem apikalen Ende einer Segmentzelle hervorgehen kann, wobei allerdings infolge der Isolierung aus dem früheren Sprosssysteme die Teilungsfähigkeit erhöht wird und der Durchmesser der Zellen demjenigen der Hauptachsen gleichbleibt.

In ähnlicher, ebenso einfacher und aus der Wachstumsweise der Pflanze leicht erklärlicher Art wird wohl auch bei den anderen *Pitophora*arten die Keimung der Dauerzellen stattfinden. Wittrock hat allerdings in seiner Monographie für die von ihm untersuchten Arten einen ganz anderen Verlauf der Keimung beschrieben. Seine Darstellung gründete sich aber, wie er eingangs des betreffenden Abschnittes angibt, nicht auf direkte Beobachtung junger Keimungsstadien, die in seinem Materiale vollständig fehlten, sondern auf indirekte Schlussfolgerungen aus der Form und Anordnung gewisser Zellen und Zellgruppen an älteren Pflanzen. Er nahm an, dass zu Beginn der Keimung durch eine Wand quer zur Längsrichtung der Akinete die Trennung eines zukünftigen Cauloids und eines Rhizoids erfolge. Den beiden Keimschläuchen, die in der Richtung der früheren Achse wüchsen, sollte verschiedene Polarität zukommen und der eine sich zum Cauloid, der andere zum Rhizoid entwickeln. Später beobachtete er, wie Wille [1]) mitteilt, in einem Falle, wo er die Keimung direkt verfolgen konnte, die *seitliche* Anlage der zu *Cauloid* und *Rhizoid* heranwachsenden Keimschläuche. Möbius (l. c. 95 pag. 358) spricht sich in seiner Untersuchung von *P. affinis*, ebenfalls auf Grund von Beobachtungen an älteren, schon verzweigten Exemplaren, dahin aus, dass bei der Keimung der Dauerzellen „die innere Membran nach beiden Seiten, also senkrecht zur Längsrichtung der Akineten, einerseits zu dem cauloiden, andererseits zu dem rhizoiden Teil des Thallus aus-

1) Wille N., Algologische Mitteilungen. IX. Über Akineten und Aplanosporen. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XVIII. 1887. pag. 503.
— — Cladophoraceae. In Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien I Teil II Abteilg. pag. 116.

wächst." Es würde also die Anlage der jungen Keimschläuche von *P. sumatrana* mit derjenigen von *P. affinis* übereinstimmen und ein Unterschied sich erst später in der weiteren Entwicklung darin geltend machen, dass bei *P. sumatrana* beide Keimschläuche sich gleichartig, zu Cauloiden, entwickeln, während bei *P. affinis* und wohl auch bei allen anderen rhizoidenbildenden Arten der eine Keimschlauch zum Cauloid, der andere zum Rhizoid auswächst.

Kommt nun bei *Pitophora* neben Akinetenbildung oder abwechselnd damit auch Erzeugung anderer Vermehrungs- oder Fortpflanzungszellen vor? Ausser durch Akineten findet bekanntlich bei zahlreichen *Cladophoraceen ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Zoosporen, geschlechtliche durch Isogameten* statt. Bei einzelnen Gattungen und Arten sind alle Thalluszellen gleichmässig zur Zoosporen- und Gametenbildung befähigt, bei anderen sind gewisse Zellen, z. B. die äussersten Verzweigungen bevorzugt, immer aber wird die fortpflanzungszellenliefernde, vegetative Zelle ohne Gestaltsveränderung zum Sporangium oder Gametangium. Der ganze Prozess der Fortpflanzung beruht auf inneren Vorgängen, deren rasch aufeinanderfolgende und manchmal nur schwer wahrnehmbare Phasen an Alcoholmaterial oder gar an getrockneten Pflanzen nicht mehr sichtbar sind oder leicht übersehen werden können. Da zudem, auch bei den häufig vorkommenden und viel untersuchten *Cladophoraceen* (*Cladophora, Chaetomorpha*) nicht nur die Sexualvorgänge, sondern auch die Schwärmsporenbildung verhältnismässig selten zur Beobachtung gelangen, so war bis jetzt ein endgültiges Urteil über Vorkommen oder Fehlen dieser Fortpflanzungsarten bei *Pitophora* nicht möglich. Es fehlten noch über längere Zeit sich erstreckende Beobachtungen an lebenden Pflanzen und dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis über die Fortpflanzungbedingungen niederer Organismen entsprechende, auf die Erzeugung von Fortpflanzungszellen gerichtete Kulturversuche.

Die Erscheinungen der Fortpflanzung niederer pflanzlicher Organismen sind in ihrem Auftreten nicht nur von inneren Ursachen beherrscht, sondern in starkem Maasse von äusseren

Faktoren abhängig. Unter bestimmten, annähernd konstant bleibenden Bedingungen können einzelne Algen jahrelang völlig normal wachsen, ohne zur Bildung von Fortpflanzungsorganen überzugehen. Werden diese Bedingungen verändert, so treten oft plötzlich Fortpflanzungsorgane auf, gleichgültig ob die vorangegangene vegetative Entwicklung längere oder kürzere Zeit angedauert hat. Vegetative und fertile Entwicklung und Gestaltung finden also nicht in regelmässigem, durch innere Gründe bedingtem Wechsel statt. Vielmehr erscheint die vegetative Periode „als eine Vorstufe für den Akt der Fortpflanzung. Von der Art und Weise, wie die Aussenwelt während derselben auf die Alge gewirkt hat, hängt es ab, wie sie später bei einer im umgebenden Medium eintretenden Veränderung reagiert, d. h. gewisse Vorbedingungen führen die Reizbarkeit der Alge in einer bestimmten Richtung herbei und entscheiden darüber, ob überhaupt, ob durch diesen oder jenen Faktor die Auslösung der Fortpflanzungsprozesse möglich werde". (Oltmanns II, pag. 248).

Es ist bekanntlich das Verdienst von Klebs [1]), zuerst bei einer grösseren Zahl verschiedenartiger Algen und Pilze die Bedingungen der Fortpflanzung festgestellt zu haben. Die *vorbereitenden*, wie die *auslösenden Faktoren* der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung sind sowohl bei Kulturversuchen wie im Freien in der Hauptsache dieselben, welche auch sonst das Leben der Organismen beeinflussen: *Wärme*, *Licht* und *chemische Agentien*. Beim Studium von unvollständig bekannten Algen und auch von Pilzen leisten Kulturversuche mit der Fragestellung der experimentellen Fortpflanzungsphysiologie auch der Morphologie gute Dienste. Ich untersuchte daher das Verhalten von *Pitophora* unter Anwendung der mir von anderen Untersuchungen her wohl vertrauten Kulturmethoden. Allein trotz mannigfaltigster Variation der Vegetations bedingungen

1) Klebs G., Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vaucheria sessilis. Verhandl. d. naturf. Ges. zu Basel. Bd. X. 1892. pag. 45—72.
— — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Iena 1896.

gelang es nicht, eine Folge von vorbereitenden und auslösenden Faktoren ausfindig zu machen, welche die Bildung anderer Fortpflanzungszellen als der Dauerzellen bewirkt hätte. Das in dieser Hinsicht negative Ergebnis der Kulturversuche bestätigt also die Ansicht, *dass sich Pitophora immer nur auf rein vegetativem Wege durch seine Akineten fortpflanzt.* Es lässt sich daher die Frage aufwerfen, ob nicht vielleicht das Fehlen der anderen *Cladophoraceen* zukommenden beweglichen, ungeschlechtlichen oder geschlechtlichen Fortpflanzungszellen bei *Pitophora* mit der Ausbildung der besonders gestalteten Akineten in Verbindung zu setzen ist. In ihrer Form zeigen namentlich die endständigen Akineten, in ihrer Entwicklung diese wie die interkalaren, unverkennbare Ähnlichkeit mit den *Zoosporangien einzelner Siphoneen*, im besondern von *Vaucheria*. Wie bei der Sporangiumbildung von *Vaucheria* findet auch bei der Akinetenbildung von *Pitophora* eine Verbreiterung des Fadenscheitels (an den interkalaren Zellen des apikalen Endes) zu einem birn- oder keulenförmigen Gebilde statt, das mit Plasma, Kernen, Reservestoffen angefüllt und nachher durch eine Membran abgetrennt wird. Die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen von *Vaucheria* gehören einer Reduktionsreihe an, welche von den zahlreichen, zweiziligen Schwärmzellen in einem Sporangium unbekannter Vorfahren zur einen „Synzoospore" jetziger Arten und zur Aplanospore führt. Diese bleibt im Innern des Sporangiums eingeschlossen und wird zur Dauerzelle, die erst nach der Auflösung der Sporangiumwand frei wird und nach längerer Ruhezeit keimt. Das Endglied dieser rückschreitenden Entwicklung der ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen von *Vaucheria* wird die Umbildung des Sporangiums zur *Akinete* sein. Sind nun vielleicht die *Akineten* von *Pitophora* das Endglied einer ähnlichen Reduktionsreihe in einer Abteilung der *Cladophoraceen*, bei welchen der Ausbildung der Zoosporen und Gameten diejenige besonderer Zoosporangien oder Gametangien aus Scheitel- und Segmentzellen vorausging, oder ist dieser Gattung die Fähigkeit zur Erzeugung beweglicher Fortpflanzungszellen allmählig spurlos verloren gegangen, während

gleichzeitig die Ausbildung der auch anderen *Cladophoraceen* zukommenden Akineten vervollkommnet und auf alle Zellen des cauloiden Zellsystems ausgedehnt wurde? Vielleicht kommt der lezteren Ansicht die grössere Wahrscheinlichkeit zu. Wie dem auch sei, vertreten die Akineten von *Pitophora* sowohl die typischen Vermehrungszellen der Cladophoraceen (Zoosporen), wie die aus den Geschlechtszellen hervorgehenden Ruhezellen (Zygoten), da sie einerseits unmittelbar nach ihrer Entstehung zu keimen vermögen, andererseits auch nach vorheriger Verdickung ihrer Membran zum Überdauern längerer Perioden ungünstiger Vegetationsbedingungen befähigt sind.

II. Zur Ökologie von Pitophora sumatrana (Mart.) Wittr.

Pitophora sumatrana (Mart.) Wittrock vermag unter recht verschiedenartigen Bedingungen zu gedeihen. Dies geht schon aus der Betrachtung der Lebensbedingungen an den drei Standorten, an denen ich die Pflanze sammelte, hervor. In den Teichen der Wasserpflanzenabteilung im botanischen Garten zu Buitenzorg kam sie sowohl in den seichten (5—20 cm), wie in den tiefern Partien vor. An den ersteren bildete sie von September bis Dezember 1905 zwischen anderen Algen, namentlich Spirogyren, kleinere Flocken, an den tieferen Stellen fanden sich grössere, gelblich grüne Watten aus den verflochtenen sparrigen Pflänzchen. Im Januar 1906 waren sie verschwunden und in den folgenden Monaten suchte ich stets vergeblich darnach. Ob dieses völlige Verschwinden auf einer auch an anderen Orten sich regelmässig wiederholenden Periodizität beruht, oder in diesem Falle durch andere Faktoren (Trübung des Wassers während andauernd hohem Wasserstand und Überhandnehmen blaugrüner Algen) hervorgerufen wurde, war nicht zu entscheiden. Am Wege von Buitenzorg nach *Kota Batoe* fand sich *P. sumatrana* in einigen Wassergräben am Rande der Sawahs, die wahrscheinlich wie die Felder selbst während eines Teiles des Jahres trocken liegen oder doch nur wenig Wasser führen, so dass hier eher als

am ersten Standorte während eines Jahres eine oder mehrere Perioden der Entwicklung abwechselnd mit Ruheperioden erwartet werden können. In den Fischteichen von *Narmada* endlich, deren Wasserstand durch Zu- und Ableitungskanäle jahraus jahrein gleich erhalten wird, bildete *P. sumatrana* grosse, zum Teil an der Oberfläche, zum Teil in einiger Tiefe schwimmende Watten, in welchen sich im März des Jahres 1906 nur wenige Pflanzen im Stadium der Akinetenbildung befanden. In den Buitenzorger Teichen lebte die Pflanze in fast stagnierendem, gasarmem, in den Sawahgräben und den Fischteichen dagegen in leicht fliessendem, und daher gutdurchlüftetem Wasser. Auch die Temperaturverhältnisse waren, wenigstens in den Teichen zu Buitenzorg und Narmada, sehr verschieden. Am ersten Standorte war z. B. am 29. IX. 1905 die Temperatur des Wassers 6^{20} a. m. in 5 cm Tiefe 23° C, in 1—2 dm Tiefe 24° C bei einer Lufttemperatur von $21^1/_2$° C, um 1^h m war die Temperatur des Wassers im Schatten $31^1/_2$° und an der Sonne 33° C bei einer Lufttemperatur von $31^1/_2$° C. In den im Laboratoriumssaale aufgestellten Kulturen betrug am gleichen Tage die Temperatur des Wassers 6^h a. m. 23° C (Lufttemperatur $24^1/_2$° C), um 12^h m. 27° C (Lufttemperatur 28° C). In den Fischteichen zu *Narmada* war am 18. III. 4^h p. m. an einem mässig heissen Tag die Temperatur des Wassers dagegen nur $17^1/_2$° C (Lufttemperatur 27° C) und ebenso hoch am 21. III. 6^h a. m. bei einer Lufttemperatur von $23^1/_2$° C. Wie einige Versuche zeigten, ist aber *Pitophora* im Stande, noch innerhalb viel weiterer Temperaturgrenzen zu gedeihen und namentlich sehr hohe Temperaturen zu ertragen. Verschiedene Male wurden kleine Watten von *Pitophora* in Bechergläsern mit 100 ccm Wasser auf Temperaturen abgekühlt, denen sie wenigstens im Tiefland der Tropen nicht ausgesetzt sind. Die Bechergläser wurden in einen Eisbehälter gestellt, so dass die Temperatur des Wassers bald auf 15° C zuletzt auf 13° C sank. Diese Temperatur wurde etwa 2 Stunden beibehalten und hernach in dem umgebenden Gefäss kein Eis mehr nachgefüllt. Von 6^h p.m. bis 6^h a.m. stieg die Temperatur des Wassers im Becherglas wieder auf 23° C. Die

mikroskopische Untersuchung liess weder an diesem noch an den folgenden Tagen eine nachteilige Beeinflussung der Alge durch die niedrige Temperatur erkennen. Am 22. IX. 1905 wurde eine Becherglaskultur mit ca 100 ccm Wasser morgens früh am Südfenster aufgestellt. Um 7^{30} a. m. betrug die Temperatur des Wassers 25° C, 9^{h} a. m. 42,5° C, 10^{30} a. m. 43,5° C, um 12^{h} 38° C, 1^{h} p. m. $38^{1}/_{2}$° C, 2^{h} p. m. 37° C, um 3^{h} 35° C und am Morgen des folgenden Tages wieder $23^{1}/_{2}$° C wie in den tags zuvor nicht besonnten Kulturen. Auch die durch die Insolation bewirkte Temperatursteigerung wurde von *Pitophora* in diesem wie in mehreren anderen Versuchen ohne Schädigung ertragen. Es ist also *Pitophora sumatrana vorzüglich der Lebensweise in dem zeitweise auf hohe Temperaturen erwärmten Wasser kleinerer Tümpel und Teiche des tropischen Tieflandes angepasst.* Hier vertritt sie, wie für andere Arten der Gattung *Pitophora* Fritsch [1]) in seinen Studien über die Algenflora von *Ceylon* ausführt, die in den Tropen zurücktretenden Arten der Genera *Cladophora* und *Rhizoclonium*. Das seltene Vorkommen der Vertreter der beiden letzten Gattungen im tropischen Süsswasser beruht nach Fritsch auf der meistens zu geringen Durchlüftung des Wassers. Wegen seiner bedeutend höheren Temperatur ist der Gehalt desselben an den für die Pflanze wichtigen Gasen (Sauerstoff und Kohlensäure) geringer als in der gemässigten Zone und damit das Vorkommen der sauerstoffbedürftigen Cladophora- und Rhizocloniumarten in den Tropen auf die gut durchlüfteten, fliessenden Gewässer beschränkt, während sie in kleineren Ansammlungen stehenden Wassers durch *Pitophora* vertreten werden. *Cladophora* und *Rhizoclonium* haben

1) Fritsch F. E., Problems in Aquatic Biology, with special reference to the study of Algal periodicity. Reprinted from »The new Phytologist", Vol V No 7 pag. 149—169. July 1906.

— — A general consideration of the subaërial and fresh-water Algal flora of Ceylon. Part. I. Subaerial Algae and Algae of the Inland Fresh-waters. Reprinted from the Proceedings of the r. Society. B. Vol. 79. 1907. pag. 197—254.

— — The Subaerial and Fresh-water Algal Flora of the Tropics. Annals of Botany, Vol. XXI, April 1907. pag. 235—275.

dicke, geschichtete Membranen, diejenigen der vegetativen *Pitophora*zellen dagegen sind auffallend dünn. Fritsch erblickt hierin, wohl mit Recht, eine Anpassung an die Lebensweise in den Gewässern der Tropen. Die dünnen Zellwände erleichtern die Diffusion der Gase aus dem umgebenden Wasser in die Zellen; durch dicke, geschichtete Membranen dagegen wird der Gasaustausch erschwert. *Pitophora* ist daher noch zum Gaswechsel in gasarmen, stehenden Gewässern befähigt, während *Cladophora* und *Rhizoclonium* in denselben nicht mehr gedeihen. Dazu mag allerdings auch noch beitragen, dass vielen Vertretern dieser Gattungen Organe fehlen, welche, wie die Akineten von *Pitophora*, längere Perioden der Austrocknung, die in kleinen Wasseransammlungen tropischer Gebiete wohl unvermeidlich sind, zu überdauern vermögen.

III. Experimentelle Untersuchungen zur Kenntnis der Fortpflanzungsbedingungen von Pitophora sumatrana (Mart.) Wittr.

Von den zur Feststellung der Fortpflanzungsverhältnisse von *P. sumatrana* ausgeführten Kulturversuchen sind im Nachfolgenden diejenigen beschrieben, welche Aufschluss über die *Bedingungen der Bildung und Keimung der Dauersporen* geben.

1. Versuch.

Am 11. IX. 1905 wurde frisches Material von *P. sumatrana*, das nur wenige Akineten aufwies, in Bechergläser mit verschiedenen Kulturflüssigkeiten verteilt. Glas *a* enthielt zweimal filtriertes Regenwasser, *b* filtriertes Regenwasser + 5% Rohrzucker (diese Lösung wurde während der Versuchsdauer alle zwei Tage gewechselt), *c* filtriertes Regenwasser mit einem Zusatz von 0.7% Nährsalzen [1]), *d* eine 0.35 % anorganische Nährlösung, *e* 0.175%

1) Als anorganische Nährlösung wurde bei diesen und den nachfolgend beschriebenen Versuchen die *Knop*'sche Lösung verwendet. Dieselbe enthält bekanntlich auf 1 L Wasser 4 gr Ca-nitrat und je 1 gr Mg-sulfat, K-nitrat und K-phosphat. Die beiden Kalium- und das Magnesiumsalz werden zusammen gelöst und hernach das für sich gelöste Calciumnitrat hinzugefügt. Als Lösungsmittel für die anorganischen Salze, Rohrzucker u. dergl. kam stets zweimal filtriertes Regenwasser zur Verwendung.

anorganische Nährlösung. Alle Kulturen wurden am Ostfenster des Saales aufgestellt und vor direkter Insolation durch einen leichten weissen Vorhang geschützt. Am 15. IX. zeigten die Kulturen *c-e*, im besonderen *d* und *e* intensives Wachstum an den Scheiteln der Hauptachsen und der Seitenäste. An zahlreichen Pflänzchen war der Durchmesser des Zuwachses kleiner geworden. In *a* und *b* waren keine auffälligen Veränderungen erfolgt. Am 21. IX. hatte in der Kultur *a* an einer grossen Zahl dünner Seitenäste die Teilung der Segmentzellen in eine inhaltsreiche kurze und eine inhaltsarme längere Zelle begonnen. Am 25. IX. waren zahlreiche Akineten durch eine Querwand von ihrer Schwesterzelle abgetrennt, Verdickungsschichten der Membran waren indessen noch nicht erzeugt worden. In den Kulturen mit anorganischer Nährlösung (*c—e*) und Rohrzuckerlösung (Kultur *b*) war am 25. IX. die Zahl der Dauerzellen nicht grösser als zu Beginn des Versuches. Der Zusatz von anorganischen Nährsalzen [1]) hatte dagegen in *c—e* bis zum Schlusse des Versuches intensives vegetatives Wachstum bewirkt.

2. Versuch.

Am 21. IX. 1905. 12^{h} m. wurde ein eben vom Standort im Garten geholter Rasen in mehrere gleiche Portionen zerlegt und diese in Bechergläsern mit der gleichen Menge Regenwasser je eine am Fenster, in zwei Meter Entfernung vom Fenster auf dem Arbeitstisch, an der Hinterwand des Zimmers und in einem Schranke (diese letztere Kultur zur vollständigen Verdunkelung überdies umgeben von zwei übereinandergreifenden Kartonzilindern) aufgestellt. Die mikroskopische Untersuchung ergab die Anwesenheit einer erst geringen Anzahl Akineten; zahlreichen Pflanzen fehlten die Dauerzellen noch vollständig. Am 23. IX. hatte fast jede Zelle der dunkelgestellten Kultur sich in eine zilindrische oder tönnchenförmige inhaltsreiche und eine entleerte

1) Die Vergleichung der Kulturen, *c*, *d* und *e* liess erkennen, dass schon die schwächste der verwendeten Conzentrationen zur Förderung des Wachstums genügte. Bei den später angestellten Kulturen wurde ausschliesslich ein Salzzusatz von 0.175% gewählt. (1 Teil Knop'sche Lösung + 3 Teile Wasser). Wir bezeichnen diese Nährlösung in der Folge mit *KN.* 0.175%. [Nährlösung nach *Knop* mit 0.175% Salzgehalt.].

Schwesterzelle geteilt oder war in den Vorbereitungen zur Akinetenbildung begriffen. Auch in der schwach belichteten Kultur an der Hinterwand des Zimmers war die Anzahl der Dauerzellen grösser geworden. Am 27. IX. 4h pm. war die Abgliederung der zukünftigen Dauerzellen von den Segment- und Endzellen beendigt. Bei diesem wie bei anderen Versuchen entstanden ziemlich zahlreich Akineten, welche von der Restzelle durch ein kurzes, leeres Zellstück getrennt waren. (Fig. 11—13 Taf. II.) Schmidle (l. c.) hat bei *P. clavifera*, wenigstens für die scheitelständigen Akineten, ähnliches beobachtet. Wie die Vergleichung der Figuren 11—13 ergibt, gehört die kleine „Zelle" X mit der Dauerzelle zu dem während der Akinetenbildung erweiterten Zellstück. Vielleicht ist X infolge weiterer Kontraktion des Dauerzellen-Inhaltes durch eine neue Querwand abgeteilt worden. Am 4. X. begannen die Fäden zu zerfallen, die inhaltsarmen Zellen starben ab, ihre Membranen wurden zum Teil aufgelöst und die dunkelgrünen Tönnchenzellen sammelten sich mit den Resten der Gliederzellen auf dem Boden des Glases an. Ihre Membran war schon wesentlich dicker geworden; Akineten mit Keimschläuchen waren nicht vorhanden.

Zu verschiedenen Malen, das erste Mal am 23. IX., wurden kleinere Mengen des Materiales der Dunkelkultur entnommen und unter anderen Verhältnissen weiterkultiviert. Am 23. IX., also vor Abschluss der Dauerzellenbildung, wurde ein Ableger in einem Becherglase mit KN. 0,175% ans Fenster gestellt. Am 25. IX. waren an den bereits abgetrennten inhaltsreichen Zellen (Fig. 17—18 Taf. III) seitlich papillenartige Hervorwölbungen entstanden, von denen einzelne schon die mehrfache Länge ihrer Mutterzelle erreicht hatten. An denjenigen Segmentzellen, in denen zur Zeit dieser Änderung der äusseren Bedingungen die Abtrennung einer kurzen apikalen Zelle noch nicht eingetreten, die derselben vorausgehende Inhaltswanderung aber schon ganz oder teilweise erfolgt war, wurde die Dauerzellenbildung unterbrochen und ein Seitenast erzeugt (Fig. 31 Taf. IV). Schon am 9. X. zeigte diese Kultur wieder das normale Aussehen einer Nährlösungkultur. Die Fäden waren

gleichmässig intensiv grün gefärbt. Alle Dauerzellen und Dauerzellenanlagen hatten ausgekeimt und mehrfach gegliederte Seitenäste erzeugt. Neue Dauerzellen waren nicht gebildet worden. Am 4. X. wurde eine grössere Menge der in der Dunkelkultur vom 11. IX. entstandenen dickwandigen Akineten in KN. 0,175% in einem flachen Teller am Fenster aufgestellt. Fünf Tage später hatten unter den veränderten Bedingungen (Übergang aus der Dunkelheit ans Licht, Zufuhr von anorganischen Nährsalzen) fast alle Dauerzellen einen oder zwei Keimschläuche getrieben (Fig. 20—29).

Durch Verdunkelung wird also in nährstoffarmem Wasser die Bildung der Dauerzellen veranlasst. Belichtung und Zufuhr anorganischer Nährsalze unterbricht die Dauerzellenbildung und ruft vegetativer Gestaltung, Wachstum mit Scheitelwachstum und Seitenastbildung. Die gleichen Faktoren lösen auch die Keimung der dickwandigen Dauerzellen aus.

3. Versuch.

Frisches Material wurde am 10. X. 1905 in grossen Bechergläsern mit KN. 0,175% ans Fenster gestellt. Es erfolgte üppiges vegetatives Wachstum. Am 5. XI. waren in diesen Kulturen keine Dauerzellen vorhanden. Die Hauptachsen waren in gleichmässige Segmente geteilt, der Zellinhalt zeichnete sich durch ein gut entwickeltes Chromatophor aus. Am 5. XI. und wiederum am 4. XII. wurde die Nährlösung gewechselt und am letzteren Tage das gesamte Material in 4 kleinere Bechergläser verteilt, von denen nun eines (*a*) unter einer Sachs'schen Doppelglocke mit Kupferoxydammoniaklösung, das zweite (*b*) unter einer Doppelglocke mit Kaliumbichromatlösung, das dritte (*c*) neben *a* und *b* im gemischten Lichte auf dem Tisch, das vierte (*d*) im Schrank und zwischen schwarz überzogenen Kartonzilindern, also im Dunkeln, aufgestellt wurde. Am 12. XII. waren die Pflanzen von Kultur *c* normal weitergewachsen. In *b* (schwächer brechbarer Teil des Spektrums, „gelbes" Licht) hatte das Scheitelwachstum ebenfalls angedauert, an einzelnen Scheiteln war der Durchmesser etwas kleiner geworden. In der dunkel gestellten Kultur *d* hatte die Bildung der Akineten begonnen, während in *a* keine Veränderungen erfolgt waren. Bis zum 22. I. 1906

konnte leider (Aufenthalt in Tjibodas) keine weitere Untersuchung der vier Kulturen vorgenommen werden. An diesem Tage ergab die mikroskopische Untersuchung, dass in *a* und *d* (im blauen Lichte und im Dunkeln) alle Zellen der Haupt- und Nebenachsen Akineten erzeugt hatten. In den Kulturen *b* und *c* (gelbes und gemischtes Licht) wechselten in vielen Achsen Segmente mit Akineten und vegetativ gebliebene Zellen mit einander ab, in anderen war ein Zerfall in grössere und kleinere Stücke, zum Teil auch in die einzelnen Segmentzellen erfolgt, die Ausbildung von Akineten dagegen nicht eingetreten.

4. Versuch.

Frisches Material wurde am 13. X. 1905 8^h a. m. in KN. 0,175% am Fenster kultiviert und am 21. X. untersucht. Die am 13. X. bei der Entnahme vom Standorte vorhandenen Dauerzellen und Dauerzellenanlagen hatten bis auf wenige in den acht Tagen ausgekeimt und längere Seitenäste mit 1—2 Segmentzellen erzeugt. Es wurde nun die Algenwatte in sechs gleiche Teile zerlegt und diese in gedeckten Glasschalen unter verschiedenen Bedingungen weiter kultiviert. Diese waren: *a* in KN. 0,175% im Lichte, *b* in KN. 0,175% im Dunkeln, *c* in filtriertem Regenwasser im Lichte und *d* im Dunkeln, *e* in 4% Saccharoselösung im Lichte und *f* im Dunkeln. Leider gingen die beiden Kulturen in Rohrzuckerlösung, da diese zu spät gewechselt wurde, zu Grunde, bevor ein Einfluss der neuen Faktoren zu erkennen war. Kultur *a* zeigte am 27. X., ebenso am 10. XI. keine besonderen Veränderungen. Hauptachsen, Seitenäste der Segmentzellen und der Akineten waren normal gewachsen, neue Dauerzellen dagegen nicht entstanden. In Kultur *b* (dunkelgestellte Nährlösungkultur) war am 27. X. die Ausbildung von Dauerzellen in vollem Gange. Von den bereits durch Querwände abgetrennten Anlagen waren einzelne sehr klein, andere unregelmässig geformt, die Restzellen noch sehr plasmareich. Am 10. XI. war die Akinetenbildung beendet, die sterilgebliebenen Segmentzellen und Schwesterzellen der Akineten waren noch gut erhalten. Ein Teil des Kulturmaterials wurde nun in frische Nährlösung übertragen und ans Licht gestellt (10. XI. 7^h a. m.). Die am

14. XI. 10^h a. m. vorgenommene Untersuchung ergab, dass fast alle inhaltsreichen Zellen, ungeachtet ihrer Membranbeschaffenheit Keimschläuche ausgetrieben hatten. Einzelne hatten zwei, viele nur einen Fortsatz erzeugt, der aber schon die acht- bis zehnfache Länge der Dauerzelle erreicht hatte.

In Kultur *c* (filtriertes Regenwasser, belichtet) war bis zum 27. X. weniger intensives Wachstum als in *a* erfolgt; die Zellen waren dunkelgrün, Dauerzellen fehlten. Bei der zweiten Untersuchung am 10. XI. zeigte sich eine auffällige Gestaltung der Scheitel aller Endzellen. Es war an denselben eine stark lichtbrechende, deutlich geschichtete Membrankappe (Fig 33 u. 39 Taf. IV) entstanden, deren Länge 28—67 μ betrug, bei einem Durchmesser der betreffenden Zellen von 36—47 μ. Offenbar war infolge des Mangels an Nährsalzen das Längenwachstum der Zellen eingestellt worden und an dessen Stelle das Dickenwachstum der Membran erfolgt. Auch in den Segmentzellen waren hie und da verstärkte Querwände durch Anlagerung neuer Schichten gebildet worden. An den Seitenwänden fanden sich (Fig. 37 u. 38 Taf. IV) stärkekornähnliche Celluloseanlagerungen mit stark excentrischer Schichtung. Ausbildung von Akineten aus dem apikalen Teil der Segmentzellen, oder von Dauerzellen nach Art der von Wittrock für andere *Pitophora*species beschriebenen, war nicht erfolgt. Es wurde nun das Material dieser Kultur geteilt und die eine Hälfte (c_1), in filtriertem Regenwasser dunkel gestellt, die andere (c_2) in Nährlösung (KN. 0,175%) übertragen und am Fenster belassen. Durch diese Art der Versuchsweiterführung sollte geprüft werden, in welcher Weise die Zellen mit den Membranverdickungen sich gegenüber den sonst Wachstum und Dauersporenbildung auslösenden Reizen verhalten. In der Kultur c_2 konnte schon 14. XI. ein den Ergebnissen der früheren Versuche entsprechendes Verhalten nachgewiesen werden. Auch hier wirkte die Nährlösung als wachstumauslösender Reiz. Da aber die Scheitel der Endzellen der starken Membran wegen nicht mehr wachstumsfähig waren, erfolgte hier, nicht nur an den Segment-, sondern auch an den Terminalzellen der Haupt- und Nebenachsen, das Wachstum unter Bildung eines

Seitenastes. An den einen Scheiteln (Fig. 34 u. 35 Taf. IV) erfolgte seine Anlage unmittelbar an der Basis der Membrankappe, und unter Verdrängung des früheren Scheitels setzte der Seitenast dessen Wachstumsrichtung fort. In Fig. 36 und 39 Tafel IV dagegen sind Scheitel dargestellt, an denen der Seitenast in grösserem Abstand unter der Spitze angelegt wurde und in der Stellung eines Seitenastes zur Hauptachse (unter einem Winkel von 40—80°) weiterwuchs. In der Kultur c_1 unterblieb trotz der Verdunkelung die Akinetenbildung vollständig; es waren also die Pflänzchen derselben nicht mehr im Stande, auf den in andern Kulturen die Akinetenbildung auslösenden Reiz in gleicher Weise zu reagieren. Dagegen entstanden in c_1 an einigen interkalaren Segmenten und an einer Scheitelzelle ebenfalls Seitenäste. Sie blieben kurz, erreichten kaum die Länge von Dauerzellen, worauf das Längenwachstum eingestellt und eine Membrankappe gebildet wurde. Es verbleibt noch, kurz das Verhalten der Kultur *d* vom 13. X. zu beschreiben. Der andauernde Lichtmangel hatte das Scheitelwachstum unterbrochen und in Segment- und Terminalzellen die Dauerzellenbildung veranlasst. Figur 6 Tafel I zeigt in charakteristischer Weise, wie auch an den jüngsten Seitenästen (*b* und *c*) Akineten abgegrenzt werden, wie inhaltsreiche Zellen (*a*), die eben zur Anlage eines Seitenastes schritten, mit der Papille zusammen zur Akinete werden, während bei etwas weiter vorgeschritteneren Stadien (Fig. 6 *d* und Fig. 15 Taf. II) der Inhalt der Zelle in den Keimschlauch wandert und dieser für sich oder mit einem Teil der Mutterzelle zur neuen Akinete wird. Am 27. X. war schon eine grosse Zahl von Dauerzellen abgeteilt und am 10. XI. waren nur wenige Segmentzellen ungeteilt geblieben. Ein Teil der Kultur (d_1), wurde nun in KN. 0,175% ans Licht gestellt, der andere (d_2) ebenfalls in Nährlösung übertragen, aber im Dunkeln gelassen. Am 14. XI. hatten in d_1 die meisten Dauerzellen schon Keimschläuche angelegt. Auch in d_2 hatten eine Anzahl Dauerzellen gekeimt. Die Keimschläuche waren aber viel kürzer als in d_1 und schon war an der Ansammlung des Inhaltes an den Scheiteln zu erkennen, dass von

neuem die Dauerzellenbildung vorbereitet wurde. *Die Übertragung in Nährlösung hatte also auch in dieser Kultur Keimung und Wachstum angeregt, die gleichzeitig erfolgte Verdunkelung aber eine weitergehende Entwicklung verhindert und von neuem zur Dauerzellenbildung geführt.*

5. Versuch.

Frisches Material mit wenigen Akineten war am 13. X. 8^{h} a. m. in filtriertem Regenwasser dunkel gestellt worden. Am 21. X. war die Teilung der vegetativen Zellen in Akineten und deren Schwesterzellen vollzogen, an einzelnen Dauerzellen hatte die Membranverdickung begonnen. Von diesem Materiale wurden nun vier Proben entnommen und das weitere Verhalten der in inhaltsreiche und inhaltsarme Zellen gegliederten Pflanzen unter verschiedenen Bedingungen studiert: *a* in Regenwasser am Fenster dem täglichen Wechsel von Licht und Dunkelheit ausgesetzt, *b* in filtriertem Regenwasser verdunkelt, *c* und *d* in KN. 0,175% und zwar *c* am Fenster, *d* im Dunkeln. Ein Rest *e* des Materials verblieb zur Kontrolle und zum Studium des Zerfalls der Fäden im früheren Kulturgefäss ebenfalls im Dunkeln.

Am 28. X. hatten in Kultur *a* sämtliche Dauerzellen ausgetrieben. Die Länge der Keimschläuche betrug ein- bis viermal diejenige der Dauerzellen. Am 10. XI. waren an der Spitze derselben Cellulosekappen vorhanden, das Wachstum war offenbar schon mehrere Tage vorher eingestellt worden. Nach Übertragung in Nährlösung bildeten bis zum 14. XI. die einen der im Wachstum gehinderten Keimschläuche einen neuen Scheitel, an anderen wurde dem ersten gegenüber ein zweiter Keimschlauch an der Akinete selbst erzeugt. In Kultur *b* hatten am 28. X. noch keine Dauerzellen zu keimen begonnen, die Restzellen waren nicht nur an diesem Datum, sondern auch am 10. XI. noch gut erhalten. Zu dieser Zeit waren die Membranen der Dauerzellen schon stark verdickt und traten namentlich am Scheitel der terminalen Akineten scharf hervor (Fig. 12 u. 13 Taf. II). Einen Monat später, am 7. XII., waren die Akineten immer noch unverändert und selbst ein Vierteljahr nach ihrer Entstehung war im

Dunkeln weder Verfärbung noch Keimung erfolgt. Die Restzellen waren schon längst aufgelöst worden und die Dauerzellen lagen mit dem Detritus derselben am Grunde des Kulturgefässes. In Kultur *c* war am 28. X. die Anzahl der keimenden Akineten noch gering. Die ungekeimten Dauerzellen waren intensiv grün gefärbt, die vegetativ gebliebenen Segmentzellen und die Schwesterzellen der Akineten inhaltsreicher geworden. Auch am 10. XI. hatte noch nicht die Keimung aller Dauerzellen stattgefunden. Die ältesten Keimschläuche zeichneten sich durch starken Durchmesser und kräftig grüne Färbung aus; am 14. XI. waren drei- und vierzellige Seitenäste nicht selten. In Kultur *d* wiederum (KN. 0,175%, dunkel gestellt) war, wie in *b* am 28. X. auch am 10. XI. noch keine Keimung erfolgt. Es wurde diese Kultur nun wieder geteilt und d_1 mit frischer Nährlösung im Dunkeln gelassen, während d_2 in der alten Nährlösung ans Fenster gestellt wurde und schon am 14. XI. einzelne Keimschläuche aufwies. In d_1 erfolgte auch späterhin keine Keimung der Dauerzellen. Die grüne Färbung der vegetativen Zellen dieser Kultur war noch am 22. I. 1906 unverändert, das Scheitelwachstum allerdings eingestellt und die Membran über dem Scheitel der Terminalzellen vielfach stark verdickt. In Kultur *b* dieses Versuches war der Sporenbildung im nährstofflosen Medium unmittelbar der Zerfall der übrigen Zellen nachgefolgt; in der Nährlösung blieben diese erhalten, während in beiden Fällen, als Folge der Verdunkelung, die Keimung der Akineten unterblieb.

In der Kultur *e* hatte am 28. X. der Zerfall der vegetativen Zellen begonnen und am 10. XI. waren die Dauerzellen allein übrig geblieben. Die Keimfähigkeit derselben wurde am 4. XII. geprüft, indem eine grössere Anzahl in filtriertes Wasser übertragen und ans Fenster gestellt wurde. Bis zum 12. XII. lieferten dieselben Keimschläuche von der zwei- bis zehnfachen Länge der Dauerzellen. Der Rest der Dauerzellen in *e* wurde später zu andern Kulturversuchen verwendet.

6. Versuch.

Im Dunkeln entstandene und aufbewahrte Dauerzellen wurden am 10. XI. 1905 12^h m. zu 50—100 in einem Tropfen

Wasser in die Vertiefungen von acht hohlgeschliffenen Objektträgern gebracht und diese im Dunkeln aufgestellt. Am folgenden Morgen war der Wassertropfen verdunstet, die Dauerzellen waren lufttrocken. Auf einem neunten Objekträger wurde eine gleiche Anzahl Dauerzellen in KN. 0,175% gebracht und auf einem Gestell unter einer in Wasser stehenden Glasglocke aufbewahrt. Am 11. XI. wurde auf einem der acht andern Objektträger zu den lufttrockenen Dauerzellen ebenfalls verdünnte anorganische Nährlösung hinzugefügt und die kleine Kultur unter die Glasglocke gestellt. Die anderen sieben Präparate wurden am 12., 13., 16., 20., 22., 26. XI. und 1. XII. in gleicher Weise behandelt und aufbewahrt. Das Verhalten der nachstehend als I—IX bezeichneten Aussaaten war folgendes:

I. [Dauerzellen am 10. XI. ohne vorherige Austrocknung in Nährlösung übertragen.] 12. XI. an einer Anzahl Dauerzellen ein oder zwei seitliche Ausstülpungen von halber bis ganzer Akinetenlänge. Keimschläuche am 14. XI. von mehrfacher Länge der Akineten; am 1. XII. dreizellig.

II. [Dauerzellen vom 10. XI. 12^h m. bis 11. XI. 8^h a.m. lufttrocken geworden.] Am 14. XI. sind die infolge des Austrocknens geschrumpften Dauerzellen wieder völlig turgeszent. Die ersten Keimschläuche wurden am 16. XI. beobachtet.

III. [Dauerzellen vom 10. XI. 12^h m. an ausgetrocknet und bis 12. XI. 8^h a. m. lufttrocken geblieben.] Am 19. XI. waren die *ersten* gekeimten Akineten wahrzunehmen. Am 1. XII. hatte ungefähr die Hälfte der Dauerzellen gekeimt; einzelne Keimschläuche waren fünfzellig. Die nicht gekeimten Dauerzellen waren ebenfalls turgeszent und intensiv grün gefärbt, also jedenfalls noch lebend.

IV. [Dauerzellen bis zum 13. XI. 9^h a. m. lufttrocken geblieben.] Die ersten Keimschläuche wurden schon am 16. XI. beobachtet; am 1. XI. hatten fast alle Dauerzellen gekeimt.

V. [Dauerzellen am 10. XI. ausgetrocknet und bis zum 16. XI. lufttrocken aufbewahrt.] Am 1. XII. einzelne einzellige Keimschläuche, ferner zahlreiche noch keimfähige Dauerzellen vorhanden.

VI. [Dauerzellen am 10. XI. ausgetrocknet und bis zum 20. XI. 9^h a. m. lufttrocken aufbewahrt.] Am 1. XII. einzelne Dauerzellen mit kurzen Keimschläuchen.

VII. [Dauerzellen am 10. XI. ausgetrocknet und bis zum 22. XI. 8^h a. m. lufttrocken aufbewahrt.] Dauerzellen am 1. XII. schön grün und turgeszent; einige mit papillenartig vorgewölbten Keimschlauchscheiteln.

VIII. [Dauerzellen am 10. XI. ausgetrocknet und bis zum 26. XI. 8^h a. m. lufttrocken aufbewahrt.] Am 1. XII. noch keine gekeimten Dauerzellen, zahlreiche Dauerzellen wieder turgeszent.

IX. [Dauerzellen am 10. XI. ausgetrocknet und bis zum 1. XII. lufttrocken aufbewahrt]. Die 20 Tage trocken gelegenen Dauerzellen waren stark geschrumpft, der Inhalt teilweise von der Membran losgelöst und schwärzlich. Vier Tage nach Übertragung in Nährlösung zeigten sich die meisten wieder turgeszent und intensiv grün gefärbt.

Es kommt also den Akineten von *Pitophora sumatrana* das Vermögen zu, während längerer Zeit im *lufttrockenen Zustande* ihre Keimkraft zu bewahren.

7. Versuch.

Durch Kultur in geringen Wassermengen oder auf nur angefeuchtetem, festem Substrate wird bei einzelnen Algen, z. B. *Vaucheria geminata* [1]) und *Dichotomosiphon* [2]), *Cysten- oder Akinetenbildung* angeregt, bei andern Algen (Ulothrix, Oedogonium Cladophora) wird unter ähnlichen Kulturbedingungen infolge Contaktreizes die *Ausbildung von Greif- und Haftorganen* befördert. Es war daher auch der Einfluss festen Substrates auf die Gestaltung von *Pitophora* zu prüfen.

Am 7. XII. 8^h a. m. wurde in zwei Doppelschalen vegetatives Material von *P. sumatrana* auf angefeuchtetem Filtrierpapier ausgebreitet und die eine (*a*) Schale am Fenster, die andere (*b*) im Dunkeln aufgestellt. Am 9. XII. 8^h a. m. waren die Zellfäden

1) Stahl E. Über die Ruhezustände der Vaucheria geminata. Botan. Zeitung Bd. 37. 1879. pag. 129—137.

2) Ernst A., Siphoneenstudien I. Dichotomosiphon tuberosus (A. Br.) Ernst. Beihefte zum botan. Centralblatt. Bd. XIII. Heft 1. pag. 115—148.

in *a* gleichmässig grün, die Scheitelzellen weitergewachsen und, offenbar infolge energischen Wachstums, schmäler geworden (Fig. 32 Taf. IV). In Kultur *b* fehlte ein ähnlicher Zuwachs an den Scheiteln; in zahlreichen Segmentzellen war dagegen die Wanderung des Inhaltes an die apikalen Querwände im Gange. Am 12. XII. war in der Dunkelkultur fast in allen Zellen die Akinetenbildung eingeleitet. In *a* erfolgte wie vorher vegetatives Wachstum. Es war also die Berührung mit einem festen Substrate und der Wassermangel in der Dunkelkultur ohne Einfluss auf die Gestaltung geblieben, im Lichte hatte er ebenfalls, ausser einer Verschmälerung des Zuwachses der Scheitelzellen, keine weiteren Veränderungen zur Folge gehabt. Zum gleichen Ergebnis führten zwei Parallelkulturen, in welchen die *Pitophora*-Pflanzen auf angefeuchtetem Torfmoos unter Glasglocken am Lichte und im Dunkeln gehalten wurden. Auch in diesen Kulturen unterblieb die Ausbildung von Haftorganen vollständig und wurde wie in *a* und *b* das vegetative Wachstum im Lichte, die Akinetenbildung im Dunkeln durch die neuen Kulturbedingungen wenig beeinflusst.

Schliesslich wurde noch festgestellt, ob vielleicht beim Austreiben der Keimschläuche aus Akineten der Contaktreiz im Stande sei, die Erzeugung der der P. sumatrana sonst fehlenden Rhizoiden durch Umwandlung von Keimschläuchen zu veranlassen. Am 7. XII. 8^h a. m. wurden Akineten, die seit dem 13. X. im Dunkeln und in Regenwasser aufbewahrt worden waren (Versuch 5, e), in Doppelschalen auf Filtrierpapier ausgelegt, das mit verdünnter Nährlösung durchtränkt war. Die eine der beiden Schalen wurde am Lichte, die andere im Dunkeln aufbewahrt. In der ersteren erfolgte im Verlaufe der folgenden Woche normale Keimung mit Bildung von ein oder zwei *gleichartig gestalteten* Keimschläuchen, die zu *Cauloiden* auswuchsen, in der letzteren wurden nur an wenigen Akineten Keimschlauchanlagen erzeugt, die ihr Wachstum bald einstellten und die Membran am Scheitel verdickten. Es geht also aus Versuch 7 hervor, *dass die Bildung der den anderen Pitophoraarten zukommenden Haftorgane weder an ausgewachsenen Pflanzen noch an keimenden*

Dauerzellen von P. sumatrana durch Kontaktreize veranlasst wird.

Die Ergebnisse der vorstehend beschriebenen Versuche sind kurz zusammengefasst die folgenden:

1.) Durch Zufuhr anorganischer Nährsalze wird intensives vegetatives Wachstum angeregt; im nährstoffarmen Medium erfolgt Dauerzellenbildung.

2.) Durch Verdunkelung wird in nährsalzarmem Medium sofort die Bildung von Akineten ausgelöst. Alle Pflanzen sind in gleichem Maasse zur Erzeugung von Akineten befähigt; fertile und sterile Pflanzen mit verschiedener Verzweigung, Zellengrösse u. s. w. (Wittrock) können nicht unterschieden werden. Die Ausbildung der Dauerzellen kann auf jedem Stadium durch Belichtung und Zufuhr anorganischer Nährsalze unterbrochen und neues vegetatives Wachstum (Scheitelwachstum und Seitenastbildung) ausgelöst werden. Licht- und chemische Reize rufen auch das sofortige Auswachsen von Akinetenanlagen sowie die Keimung dickwandiger Dauerzellen hervor.

3.) Die wachstumsfördernde Wirkung des gemischten Lichtes beruht auf derjenigen der *schwach brechbaren Strahlen*; im blauen Lichte (stärker brechbarer Teil des Spektrums) erfolgt wie im Dunkeln Einstellung des Wachstums und Akinetenbildung.

4.) Auch in nährsalzhaltigem Wasser hat Verdunkelung Akinetenbildung zur Folge; der Zerfall der vegetativen Segment- und Restzellen tritt dagegen erst viel später als im nährsalzlosen Medium ein. In belichteten Kulturen wird bei Nährsalzmangel das Wachstum eingestellt. Statt Akinetenbildung kann Verdickung der Membran an den freien Scheiteln und an den Querwänden, sowie Bildung unregelmässiger Celluloseausscheidungen an den Längswänden der Segmentzellen erfolgen.

5.) Die dickwandigen Akineten von *P. sumatrana* behalten ihre Keimkraft im Wasser während Monaten, im lufttrockenen Zustande mindestens 3 Wochen lang bei. Sie sind also, da sie nach dem Zerfall der Fäden auf den Grund fallen und an den natürlichen Standorten im Schlamm oder zwischen Sand und

Pflanzenresten der völligen Austrocknung entgehen können, wohl befähigt, Trockenperioden zu überdauern und bei wieder eintretenden günstigen Vegetationsbedingungen auszutreiben.

6.) Die Ausbildung von Rhizoiden, wie sie für *P. cleveana*, *P. affinis* und andere Arten beschrieben worden ist, unterbleibt bei *P. sumatrana* sowohl an älteren Pflanzen wie bei der Keimung der Akineten auch unter jenen Bedingungen, welche bei anderen Algen die Ausbildung entsprechender Haft- und Greiforgane veranlassen.

LITERATURVERZEICHNIS.

De Toni J. B., Sylloge Algarum. Vol. I. 1889 (Fam. Pitophoraceae pag. 384—389).

De Wildeman E., Prodrome de la flore algologique des Indes Néerlandaises, Batavii, 1897—99.

De Wildeman E., Les Algues de la Flore de Buitenzorg. Leiden, 1900. pag. 88.

Ernst A., Siphoneenstudien I. Dichotomosiphon tuberosus (A. Br.) Ernst. Beihefte zum botan. Centralblatt Bd. XIII Heft 1. pag. 115—148.

Fritsch F. E, Problems in Aquatic Biology, with special reference to the study of Algal Periodicity. Reprinted from »The new Phytologist". Vol. V. No. 7. pag. 149—169. July 1906.

Fritsch F. E., A general consideration of the subaerial and fresh-water Algal flora of Ceylon. Part. I. Subaerial Algae and Algae of the Inland fresh-waters. Proceedings of the R. Society. B. Vol 79. 1907. pag. 197—254.

Fritsch F. E., The Subaerial and Fresh-water Algal Flora of the Tropics. Annals of Botany. Vol. XXI. Apr. 1907. pag. 235—275.

Klebs G., Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vaucheria sessilis. Verhandl. d. naturf. Ges zu Basel. Bd. X. 1892 pag. 45—72.

Klebs G , Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen Jena 1896.

Martens G. v., Die preussische Expedition nach Ostasien. Botan. Teil. Die Tange. Berlin 1866.

Möbius M., Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Javas. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. Bd. XI. 1893. pag. 122.

Möbius M., Beitrag zur Kenntnis der Algengattung Pitophora. Ber. d. d. botan. Gesellsch. Bd. XIII. 1895. pag. 356—361.

Nordstedt C. F. O., De Algis et Characeis ex insulis Sandwicensibus. Regia Societas Physiographorum Lundensis. Lund 1878

Oltmanns F., Morphologie und Biologie der Algen. Jena I Bd. 1904; II Bd. 1905.

Schmidle W., Epiphylle Algen nebst einer Pitophora und Dasya aus Neu-Guinea. Flora. 83. Band 1897. (P. clavifera n. sp. pag. 304/5).

Stahl E., Über die Ruhezustände der Vaucheria geminata. Botan. Zeitung. Bd. 37. 1879. pag. 129—137.

Wille N, Algologische Mitteilungen. IX. Über Akineten nnd Aplanosporen Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. XVIII. 1887. pag. 503.

Wille N., Cladophoraceae. In Engler-Prantl. Natürl. Pflanzenfamilien. I Teil, II Abteilg. 1890 pag. 114—119.

Wittrock V. B., On the development and systematic arrangement of the Pitophoraceae, a new order of Algae. Nova acta reg. soc. scient. Upsaliensis. Upsala 1877.

Wittrock V. B., Boletim annual Societade Broteriana fasc. III. Coimbra 1884.

Wolle Fr., Fresh-water Algae of the United States, Bethlehem 1887.

FIGURENERKLÄRUNG.

TAFEL I

Figur 1. Segmentzellen einer Hauptachse zu Beginn der Akinetenbildung. Der Inhalt der dauerzellenbildenden Segmente zeichnet sich durch ein gut entwickeltes Chromatophor und den Besitz zahlreicher Pyrenoide mit Stärkekörnern aus. Der grösste Teil des Zellinhaltes wandert gegen die apikale Querwand hin und häuft sich hier, in einem $^1/_6$—$^1/_4$ der Zelle betragenden Teilstück, dermaassen an, dass dasselbe dunkelgrün bis schwarz erscheint. Vergr. 58/1.

Figur 2. Gliederzelle in vorgeschrittenem Stadium der Dauerzellenbildung, unmittelbar vor Bildung der Querwand Eine Gestaltsveränderung des apikalen Zellenendes ist nicht erfolgt. Durchmesser der Zelle 0,088 mm, Länge der Gliederzelle 1,114 mm. Länge der entstehenden Dauerzelle ca 0,211 mm, also ungefähr $^1/_5$ der ganzen Segmentzelle Vergr 58/1.

Figur 3. Scheitel eines akinetenbildenden Fadens. Die Ausbildung der Dauerzellen durch die beiden jüngsten Segmente des Zellfadens ist bereits (ohne Anschwellung des Zellendes) erfolgt. In der Scheitelzelle findet noch die Wanderung des Inhaltes gegen die Spitze hin statt. Vergr. 58/1.

Figur 4. Endstück eines langen, unverzweigten Thallusfadens, in welchem alle Gliederzellen in regelmässiger Weise in eine kurze, inhaltsreiche Zelle und eine inhaltsarme Restzelle geteilt sind. Die Membranen der tönnchenförmigen Akineten sind schon stark verdickt. Vergr. 58/1.

Figur 5. Von dem in der Figur dargestellten Fadenstück haben 2 Segmentzellen je 2 Akineten erzeugt. Die Bildung der ersten Akinete findet stets am apikalen Zellende, diejenige der zweiten ausnahmsweise auch an der Zellenbasis statt. Vergr. 58/1.

Figur 6. Bildung von Dauerzellen am Scheitel kurzer normaler und der aus Dauerzellen hervorgewachsenen Seitenäste (infolge Verdunkelung der betr. Kultur). *a a.* Austreibende Dauerzellen, die zusammen mit der papillenartigen Vorwölbung wieder ins Ruhestadium getreten sind. *d.* Der längere Keimschlauch einer Dauerzelle ist wieder zur Dauerzelle geworden *b.* Umwandlung des Scheitels eines normalen Astes in eine Dauerzelle, *c* Bildung einer apikalen und einer interkalaren Dauerzelle an einem Seitenaste. Vergr. 58/1.

Figur 7. Zellfaden mit regelmässiger Gliederung in Akineten und Restzellen. Die Akineten haben in der normalen Stellung der Seitenäste gewöhnlicher Segmentzellen Keimschläuche gebildet. Vergr. 58/1.

TAFEL II.

Figur 8—10. Interkalare Dauerzellen von

tonnenförmiger, keulenförmiger und kugeliger Gestalt. 180/1.

Figur 11. Interkalare Dauerzelle, welche von der längeren Schwesterzelle durch eine niedrige, scheibenförmige Zelle (X) getrennt ist. Vergr. 180/1.

Figur 12. Apikale Dauerzelle, aus der Scheitelzelle einer Hauptachse hervorgegangen. Zwischen Akinete und Restzelle wieder ein niedriges, fast inhaltsleeres Zellstück X, in dessen Lumen die Querwände von Akinete und Restzelle stark vorgewölbt sind. Vergr. 180/1.

Figur 13. Umwandlung des Scheitels eines jungen Seitenastes unter starker Verbreiterung in eine stumpf kegelförmige Dauerzelle, welche von der grossen Restzelle wieder durch ein Zellenstück X getrennt ist. Wie die Vergleichung der Figuren 11—13 ergibt, gehört die kleine »Zelle" X mit der Dauerzelle zu dem während der Akinetenbildung erweiterten Zellstück. Vielleicht ist X infolge weiterer Contraktion des Dauerzellen-Inhaltes durch eine neue Querwand abgeteilt worden. 180/1.

Figur 14. Kleine Dauerzelle unter der apikalen Querwand einer Segmentzelle, von der rechts ein normaler Seitenast abzweigt. Vergr. 180/1.

Figur 15. Keimschlauchbildung an einer Dauerzelle infolge Verdunkelung der Kultur unterbrochen. Der Keimschlauch ist mit dem durch eine uhrglasartig gewölbte Membran abgetrennten Teil der Akinete zu einer neuen Dauerzelle geworden. Vergr. 180/1.

TAFEL III.

Figur 16—18. Bildung von Keimschläuchen an Dauerzellen nach Übertragung der Kultur in verdünnte anorganische Nährlösung. Vergr. 58/1.

Figur 19. Unilaterale Astbildung an Segmentzellen und Dauerzellen. Die Seitenäste, welche die Segmentzellen der Hauptachse an Länge schon übertreffen, sind von denselben noch nicht durch Querwände abgeteilt worden. *a* Seitenast einer Segmentzelle, *bb*. Seitenäste von Dauerzellenanlagen. Vergr. 58/1.

Figur 20 - 27. Keimungsstadien von interkalar entstandenen Dauerzellen. Die ungefähr senkrecht zur Längsachse hervorwachsenden zilindrischen Keimschläuche werden in Einzahl oder zu zweien angelegt. Im letzteren Falle findet ihre Weiterentwicklung vollständig in gleicher Art statt. Eine Differenzierung von Cauloid und Rhizoid unterbleibt. Ausnahmsweise (Fig 25) können auch zwei Keimschläuche statt auf entgegengesetzten Seiten einseitig an der Akinete entstehen. Figur 26 und 27: Akineten mit einem einzigen, schon längeren Keimschlauch. Vergr. 58/1.

Figur 28 und 29. Keimungsstadien von Dauerzellen aus Scheitelzellen; mit einem (Fig. 28) und 2 Keimschläuchen (Fig. 29). Vergr. 58/1.

TAFEL IV.

Figur 30. Bildung von Seitenästen in geringem Abstand hinter der vorderen Querwand der Segmentzellen einer Hauptachse. Der Durchmesser des Keimschlauches ist wesentlich geringer als derjenige der Segmentzelle, der Scheitel lang kegelförmig zugespitzt. Vergr. 80/1.

Figur 31. Achse mit Endzelle und zwei Segmentzellen. Von der Scheitelzelle ist eine apikale Dauerzelle durch eine Querwand abgetrennt worden. In den beiden Segmentzellen, in denen der Inhalt sich zur Akinetenbildung im apikalen Teil der Zelle sammelte, ist (nach Übertragung der Kultur aus dem Dunkeln ans Fenster und Zugabe anorganischer Nährlösung) die Ausbildung der Dauerzellen unterbrochen und die Bildung von Seitenästen eingeleitet worden. Vergr. 58/1.

Figur 32. Scheitel der Terminalzelle einer

Hauptachse kegelförmig zugespitzt und der jüngste Zuwachs auf die Hälfte des früheren Durchmessers verschmälert (Kultur auf angefeuchtetem Filtrierpapier) Vergr. 180/1.

Figur 33. Scheitel der Terminalzelle mit geschichteter Membrankappe. Vergr. 180/1.

Figur 34—36. Unter dem an weiterem Wachstum durch die verdickte Membran gehinderten Scheitel ist ein Seitenast entstanden, welcher (Fig. 34) den früheren Scheitel zur Seite drängt und dessen Wachstumsrichtung annimmt. Vergr. 180/1.

Figur 37 und 38. Exzentrisch geschichtete Cellulosekörper mit dem Schichtenzentrum in der Seitenwand der Zelle. Vergr. 180/1.

Figur 39. Der von einer Dauerzelle erzeugte Keimschlauch hat unter ungünstigen Kulturbedingungen sein Wachstum eingestellt und die Membran am Scheitel verdickt. In einigem Abstand hinter dem wachstumsunfähigen Scheitel ist später unter anderen Vegetationsbedingungen ein neuer, das Wachstum nach der Seite hin fortsetzender Scheitel entstanden. Vergr. 180/1.

SUR UNE ANOMALIE DES FRUITS DE CARICA PAPAYA.

PAR

Dr. Ch. BERNARD.

Plusieurs personnes m'avaient signalé depuis quelque temps une curieuse anomalie qui se rencontre dans les fruits du Papayer, et m'avaient demandé des renseignements à ce sujet. Grâce à l'amabilité de Monsieur le Major Ouwens, j'ai pu me procurer en abondance du matériel de recherches; Monsieur J. J. Smith également a bien voulu me communiquer à plusieurs reprises de ces fruits anormaux. Cela m'a permis d'étudier le cas en détail, et il m'a paru intéressant de publier le résultat de ces observations. Je profite de l'occasion pour adresser à MM. Ouwens et Smith mes remercîments les plus sincères.

Cette anomalie n'a pas encore été examinée à fond, mais elle a pourtant été déjà signalée; car, sans être très frequente, il n'est pas rare cependant de la rencontrer, notamment chez les "Papaya géants", dont la chair n'est pas des plus savoureuses, mais dont la taille peut atteindre des dimensions colossales; et même une superstition se rattache, à Java, à cette formation: celui qui ouvre un fruit anormal a, dit-on, la main heureuse et cela lui portera bonheur.

Quand on ouvre un fruit normal de Papayer, on trouve la paroi interne de son enveloppe charnue entièrement couverte des très nombreuses semences noires, entourées de leur sarcoteste gélifié, visqueux et brillant. Mais, chez les fruits dont

nous voulons nous occuper, on aperçoit dans l'intérieur de la cavité carpellaire, soit dans le prolongement immédiat de l'axe, soit sur les parois latérales du fruit, des corps charnus plus ou moins volumineux, de forme variable, de consistance dure, et qui constituent l'anomalie en question. La couleur de ces corps est orangée ou jaune, quelquefois presque blanchâtre, en tous cas, d'ordinaire plus claire que celle de la chair du fruit mûr.

Il ne m'a pas été possible de suivre pas à pas le début du développement de ces corps, car il ne semble pas qu'un arbre en possède plus fréquemment que les autres; c'est un peu par hasard, au moment de la consommation, qu'on remarque les fruits anormaux. Si l'on cueillait tous les fruits jeunes d'un arbre en vue d'obtenir tous les stades de développement de l'anomalie, on aurait de grandes chances de ne rencontrer qu'un nombre très restreint de cas, peut-être même n'en rencontrerait-on pas du tout, leur présence étant toute fortuite et n'étant soumise à aucune règle générale. Il sera peut-être intéressant d'essayer de multiplier le nombre des ovaires anormaux en semant les semences qu'ils contiennent; les jeunes plantes en auraient sans doute une plus forte proportion; je n'ai pas eu le loisir de faire cette expérience.

Cependant, si le détail du développement m'a échappé, j'ai pu, par l'examen d'un abondant matériel, me faire une idée sur l'origine des corps en question, et je crois que la description des différents cas observés démontrera clairement l'exactitude de mes conclusions.

L'anomalie est souvent très remarquable, et les corps charnus sont parfois si nombreux et si volumineux qu'ils peuvent remplir toute la cavité de l'ovaire. Ainsi, par exemple, le fruit dont M. Huysmans a bien voulu faire une photographie. Dans des cas semblables toute l'énergie du fruit est consacrée à la formation des corps charnus, et les semences, au lieu d'être nombreuses dans le fruit, sont en nombre très réduit ou même totalement absentes, les ovules normaux ne recevant pas la nourriture suffisante pour arriver à maturité. C'est ce dont on peut juger sur la photographie reproduite plus loin (Pl. V):

dans ce fruit il n'y avait, près du sommet, qu'une dixaine de graines mûres, noires et brillantes; sur les parois latérales de l'ovaire il n'y en avait pas une seule, et on pouvait par contre apercevoir les ovules restes atrophiés, petits et blancs.

Les corps charnus ont des origines différentes selon qu'ils sont situés à la base de l'ovaire dans le prolongement de l'axe, ou selon qu'ils sont portés sur les parois latérales du fruit; et malgré que les deux cas puissent se rencontrer simultanément dans le même fruit, il serait peut-être plus exact de les considérer comme deux anomalies bien distinctes. Nous examinerons successivement les deux formes.

A. Les corps charnus, quand ils sont situés à la base du fruit, dans le prolongement de l'axe, peuvent être de formes très différentes, mais ils sont disposés toujours sur le même principe que nous essayerons de mettre en évidence; quant à leurs dimensions, elles peuvent être extrêmement réduites, ou bien relativement considérables (elles varient, dans les types que j'ai étudiés, entre quelques millimètres et une dixaine de centimètres).

Ces formations ne sont autre chose qu'un verticille de 5 carpelles, terminal, mais qui devient interne par suite de l'accroissement et de la concrescence des pièces du verticille d'ordre précédent. Ce cas est très fréquent, et je dois admettre que la présence de ce deuxième verticille de carpelles terminaux est de règle; mais il reste le plus souvent très rudimentaire, réduit à l'état de pointe très courte, parfois à peine perceptible, s'élevant à l'intérieur de la cavité carpellaire. Ce n'est qu'exceptionnellement que ces carpelles rudimentaires s'accroissent pour constituer l'anomalie qui nous intéresse.

J'en ai choisi dix exemples qui m'ont paru plus typiques et dont la description pourra démontrer ce dont il s'agit.

Le verticille supplémentaire est souvent porté au sommet d'une prolongation de l'axe formant un pédicelle d'apparence variable et qu'il importe de signaler dès maintenant pour bien comprendre sa manière de se comporter au cours de son développement. Si je dis que ce verticille est constitué de 5 carpelles,

c'est qu'on peut, en effet, souvent reconnaître à la base des corps en question, 5 talons caractéristiques, ou bien, en leur sommet, 5 mamelons qui, comme nous le verrons, sont de toute importance pour démontrer l'origine morphologique 5-carpellaire de l'anomalie.

Rappelons encore qu'un cas analogue se présente chez les oranges où il peut, dans certaines années, sous des circonstances encore indéterminées, être très fréquent: sous la pelure de l'orange, au sommet et entre les côtes du fruit, on peut trouver un corps sphérique, de dimensions variables, qui n'est autre chose qu'une petite orange supplémentaire constituée par un verticille terminal de carpelles enveloppés tardivement par le développement des carpelles normaux. Sans doute, ce fruit accessoire, chez *Citrus* comme chez *Carica*, reste atrophié, ses dimensions sont petites relativement à celles du fruit normal, et ses différentes parties n'acquièrent nullement le développement des divers organes de l'ovaire mûr: chez l'orange, le verticille terminal sera d'ordinaire réduit à une enveloppe orangée ou jaunâtre remplie d'une sorte de parenchyme plus ou moins amorphe; quelquefois pourtant, dans l'intérieur de l'enveloppe, se seront formés les poils charnus caractéristiques des carpelles de *Citrus*; chez le Papayer de même, telle partie de la feuille carpellaire anormale aura pris, aux dépens de telle autre, un développement plus considérable; mais, pas plus ici que chez l'orange, il ne saurait être question d'une véritable cavité ovarienne dans laquelle se seraient développés des ovules normaux. (Je rappelle que je ne parle ici que de l'anomalie axile et non de l'anomalie pariétale, chez laquelle, comme nous le verrons, les choses se passent tout différemment).

a. Fig. 1. Si nous laissons de côté le stade le plus rudimentaire, et d'ailleurs très fréquent, dont nous avons parlé plus haut, et où le verticille terminal est réduit à un simple poil plus ou moins apparent ou à une pointe aiguë plus ou moins longue, et si nous passons aux cas qui montrent dans le corps de l'anomalie quelque différenciation, nous trouvons tout d'abord un stade, fort simple encore, et constitué comme suit: Le ver-

ticille de carpelles est réduit à un petit corps conique, très légèrement pyriforme, et dont l'extrémité aiguë est terminée par un petit renflement non différencié. De plus, ce corps était surélevé par l'accroissement de l'axe qui lui constituait un pédicelle bien net, mesurant 8 mm. de longueur ; le corps conique (l'ovaire) avait pour dimensions $5^1/_2$ mm. de long sur $1^1/_2$ dans sa plus grande largeur. Le renflement terminal (stigmate rudimentaire) n'avait guère que $^1/_2$ mm. de diamètre.

b. Fig. 2. Dans un cas un peu plus différencié, j'ai trouvé, également porté par un pédicelle, un verticille de carpelles terminaux comprenant une partie renflée (l'ovaire), prolongée par une partie très mince presque filiforme (le style), surmontée elle-même par un corps plumeux (un stigmate rudimentaire). Le pédicelle mesurait 10 mm. de long, l'ovaire 5 mm. de long et 3 de large, le style avec le stigmate 9 mm.

Il est intéressant de constater que, chez les ovaires normaux de *Carica Papaya*, le style est massif, mais excessivement court, souvent presque nul, tandis que chez ces ovaires anormaux le style peut atteindre une longueur relativement considérable (jusqu'à trois fois la longueur de l'ovaire lui-même).

c. Fig. 3. Ce cas est à peu près analogue au précédent, mais le pédicelle est nul et l'ovaire, renflé, pyriforme, est porté directement à la base du fruit; en outre, le style est très mince et beaucoup plus long. Le stigmate rudimentaire est non plus plumeux, mais formé de 5 lobes nettement séparés (ce qui indique aussi que ce verticille terminal est bien composé de 5 carpelles). L'ovaire mesurait 6 mm. de long et 4 mm. dans sa plus grande largeur; le style, y compris le stigmate, atteignait une longueur de 16 mm.

d. Fig. 4. Le verticille terminal avait formé ici un corps conique, massif et surmonté d'une très courte pointe, rudiment du style. Il était possible de distinguer des sortes de côtes longitudinales au nombre de 5 et surtout les 5 talons basilaires qui indiquaient bien le nombre des carpelles ayant pris part à cette formation. Cet ovaire mesurait 25 mm. de long et 28 de large à la base.

e. Fig. 5. Cas analogue au précédent, mais de dimensions plus restreintes. En outre, la pointe qui le prolonge au sommet était beaucoup plus longue. Cet ovaire, où il était possible aussi de distinguer des côtes longitudinales assez fortement marquées, était non pas sessile, mais porté sur une sorte de pédicelle ou plutôt de large base faiblement élevée au-dessus de l'axe. Dimensions: l'ovaire conique mesurait 11 mm. de long et 15 dans sa plus grande largeur. Le style avait 6 mm. de long.

f. Fig. 6. Cas identique, quant à l'ovaire conique et sessile, à celui de la rubrique *d*: les 5 côtes longitudinales étaient nettement visibles et les 5 talons basilaires très accentués, indiquant le nombre des pièces ayant participé à la constitution de ce corps. Mais, au lieu d'être surmonté par une pointe courte et aiguë, l'ovaire portait en son sommet un style long, très mince, presque filiforme, ondulé, terminé par un stigmate plumeux. Les dimensions de cet appareil étaient: pour l'ovaire 20 mm. de long sur 20 de large, et pour le style, y compris le stigmate, 16 mm.

g. Fig. 7. Disposition semblable aux précédentes dans ses grandes lignes, mais un peu asymétrique. Le corps massif, sessile, a la forme d'un cône tronqué, on peut voir à sa surface les 5 côtes faiblement marquées, et à sa base les 5 talons caractéristiques; il est dépourvu de style, mais porte en son sommet un stigmate sessile, court, contourné sur lui-même en spirale, et rappelant, par son apparence, sa disposition et surtout sa surface granuleuse, les stigmates des ovaires normaux. L'ovaire mesurait 32—40 mm. de long, et 20 dans sa plus grande largeur.

A propos des 5 côtes et des 5 talons que nous venons de signaler dans les cas précédents, il est encore nécessaire de faire une remarque: ils démontrent que les pièces prenant part à la constitution de l'anomalie appartiennent bien à un verticille de disposition normale; en effet, à plusieurs reprises, j'ai pu constater le fait suivant: si, en enlevant le corps axile, on enlevait accidentellement un peu de la chair du fruit, il restait, attachés à la base du corps, des fragments des arêtes fréquemment proéminentes à l'intérieur du fruit de Papayer et qui

correspondent à la nervure médiane des 5 carpelles de ce fruit; or, ces 5 débris étaient toujours en alternance exacte avec les 5 côtes et les 5 talons correspondant aux parties médianes des 5 carpelles de l'ovaire supplémentaire. Il s'agit donc bien de la disposition normale, en alternance, de deux verticilles successifs.

h. Fig. 8. L'ovaire est porté par un pédicelle court et large. Il est non plus strictement conique, mais plus ou moins cylindrique, attenué de la base au sommet et légèrement courbé. En son sommet, il est prolongé par un style court et large portant un stigmate à 5 lobes rejetés vers le bas; la présence de ces 5 lobes montre encore qu'il s'agit d'un verticille de 5 carpelles. Dimensions: Ovaire 28 mm. de long sur 7 dans sa plus grande largeur, pédicelle 4 mm., style (y compris le stigmate) 5 mm.

i. Fig. 9. Cas identique à *h*. La forme de l'ovaire est un peu différente, droite, plutôt fusiforme, et les 5 lobes du stigmate sont peu nets, mais ils ont bien l'apparence chiffonnée et granuleuse des jeunes stigmates normaux. Le pédicelle est massif, mais un peu plus long que dans le cas précédent; le style est, par contre, plus court et presque totalement caché par les lobes du stigmate. Dimensions: ovaire 33 mm. sur 10, pédicelle 5 mm., style et stigmate 3 mm.

En résumé, nous pouvons constater que, si ces corps ne contiennent pas les organes essentiels pour la reproduction, les ovules, ils ont, du moins les cas b, c, f, h, i, tous les organes végétatifs d'un jeune fruit: ovaire, style et stigmate.

j. Fig. 10 et 11. C'est le dernier cas que nous étudierons de cette anomalie axile et c'est aussi le plus curieux qu'il m'ait été donné de constater, et celui qui m'a permis d'élucider avec le plus de certitude l'origine carpellaire des corps en question. Celui-ci était constitué d'un gros corps claviforme, à partie inférieure longue et à peu près cylindrique, atténuée à la base et s'épanouissant au sommet en une sorte de plateau à 5 lobes latéraux un peu relevés vers le haut. J'ai dit que l'origine morphologique de ces corps, leur nature de verticille supplé-

mentaire de 5 carpelles terminaux était démontrée ici jusqu'à l'évidence. En effet, considérons de dessus cette formation. (C'est ce que j'ai représenté dans la figure 10). Nous n'apercevons que 5 mamelons périphériques autour d'une partie à peu près plate, de forme générale pentagonale et ayant en son milieu un trou assez profond. Nous avons là une image qui rappelle tout à fait, en plus grand, celle offerte par la première apparition d'un verticille floral. Si, après s'être relevés quelque peu, les mamelons arrêtent leur développement normal, la cavité qu'ils auraient formée en se rejoignant par leurs bords reste largement ouverte; c'est ce qu'on voit sur la figure 11. Si maintenant, au cours de la maturation du fruit où ils sont enfermés, les carpelles du verticille terminal deviennent charnus en même temps que les carpelles normaux deviennent succulents, si le pédicelle qui les élève et que nous avons constaté dans les cas précédents s'allonge fortement et devient lui aussi massif et charnu, nous obtiendrons le corps en question, réprésenté dans la figure 11. Et ceci du reste n'est pas une supposition illogique, car le verticille terminal est, de par sa position, en retard quant à son développement, sur le verticille d'ordre précédent, soit sur l'ovaire normal; il n'y aura donc rien d'étonnant à ce que, tandis que les carpelles et l'axe du fruit se carnifient, cette transformation affecte aussi des corps portés sur ces carpelles et sur cet axe. Le corps que nous venons de décrire et dont nous avons pu ainsi nous expliquer l'origine, mesurait 9 cm. de long; sa partie supérieure élargie et lobée mesurait 33—35 mm. de diamètre, le pédicelle 12—18 mm.

Insistons encore sur le point que nous venons d'effleurer: que le verticille terminal est en retard au point de vue du développement sur le verticille subterminal (carpelles normaux). Ce dernier a achevé toute sa croissance tandis que le premier est encore dans un stade juvénile. C'est à cela aussi qu'il faut attribuer le fait que ce fruit interne n'arrive jamais à se développer complètement, à former une cavité carpellaire avec des ovules et reste toujours dans ses différentes parties plus ou moins rudimentaire.

B. Si les carpelles étudiés sous la rubrique *A* restent fort rudimentaires et sont dépourvus des organes les plus essentiels des feuilles fertiles, les ovules, il n'en est pas de même, comme nous allons le voir, de la deuxième catégorie d'anomalie. Elle est constituée par des corps de même couleur à peu près et de même consistance charnue et dure que ceux des cas précédents, mais qui apparaissent dans les positions les plus diverses sur la paroi interne du fruit. Ils ont des dimensions fort variables, mais, à l'inverse des carpelles émanés de l'axe, leur forme est remarquablement constante.

Je veux, avant de passer à la description et à la discussion détaillée de leur structure, indiquer sommairement les cas les plus caractéristiques que j'ai observé en donnant le nombre et la longueur des corps charnus qui se trouvaient dans l'intérieur du fruit:

1°. Le fruit qui contenait le corps axile décrit ci-dessus sous la lettre *e*, comprenait en outre 4 corps pariétaux mesurant respectivement 10, 24, 29 et 30 mm. de longueur.

2°. Le fruit contenant le corps axile décrit sous la lettre *f*, comprenait en outre 5 corps pariétaux mesurant 25, 28, 32, 35 et 45 mm. de longueur.

3°. Le fruit comprenant le gros corps axile *j*, comprenait en outre 1 corps pariétal mesurant 30 mm. de long.

4°. Un fruit énorme était remarquable par la grande quantité de corps charnus qu'il contenait: outre le corps axile décrit sous la lettre *d*, il comprenait encore 8 corps pariétaux mesurant respectivement 22, 23, 24, 30, 33, 37, 42 et 43 mm. de longueur.

5°. Un fruit comprenait 5 corps pariétaux mesurant 20, 42, 47, 49 et 65 mm. de long; j'ai réprésenté dans la figure 17 ce dernier corps de 65 mm. avec ses dimensions naturelles.

6°. Enfin, le fruit que j'ai fait photographier (Pl. VI) et qui est représenté aux $^3/_4$ de sa grandeur naturelle, avait, comme nous l'avons dit plus haut, sa cavité à peu près remplie par la masse de 6 corps pariétaux mesurant 20, 27, 32, 33, 35 et 68 mm. de longueur; ce dernier corps de 68 mm. est le plus volumineux que j'aie eu l'occasion de constater.

Que sont ces corps pariétaux? Il ne saurait s'agir ici d'une manifestation carpellaire comparable morphologiquement à celle des corps axiles, c'est à dire à un verticille de carpelles ordinairement rudimentaires, mais devenant exceptionnellement charnus. J'ai acquis la conviction, sur le grand nombre de cas étudiés, que ces corps pariétaux ne sont autre chose que des ovules dont les téguments se sont anormalement développés en devenant charnus en même temps que les parois du fruit devenaient elles-mêmes succulentes. Ce qui m'a amené à considérer ces corps comme des ovules transformés, c'est en premier lieu qu'ils ne sont jamais symétriques, comme ce serait le cas sans doute s'ils étaient nés de simples poils ou d'émergences quelconques de la paroi interne de l'ovaire. Ils ont tous au contraire la même forme caractéristique de nacelle; leur face dorsale est fortement convexe, et ses bords sont repliés plus ou moins fortement sur la face ventrale, déterminant ainsi une large concavité; ou bien ils se développent jusqu'à se toucher par leurs bords, mais jamais jusqu'à les réunir complètement et à les souder pour former une cavité totalement fermée. Il est bien compréhensible que cet épaississement anormal des téguments s'oppose à ce que ces corps se courbent aussi fortement sur eux mêmes que les ovules anatropes normaux de *Carica Papaya*; cependant la courbure, comme nous venons de le voir, et comme cela ressort de nos figures 12, 14 et 15 est nettement indiquée, et même, dans le cas représenté dans la figure 12, d'un ovule resté fort petit et où l'épaississement peu exagéré des téguments a permis à cet organe de se rapprocher davantage de sa forme normale, nous voyons la courbure être fort accentuée et le corps en question presque replié sur lui-même à la façon des ovules anatropes.

Ce qui est remarquable ici, c'est que ces corps charnus, développés sur la paroi interne des ovaires normaux et qui sont des ovules transformés, ont pris tous les caractères morphologiques de feuilles carpellaires accessoires, et il est à supposer que si quelques-uns d'entre eux s'étaient trouvés, au cours de leur développement, situés près les uns des autres et si, de

grandeurs identiques, ils s'étaient trouvés dans les conditions nécessaires pour croître ensemble et se réunir par leurs bords, ils auraient constitué un ovaire complet à l'intérieur du gros fruit de Papayer. Car ces corps ne limitent pas à leur seule apparence charnue leur ressemblance avec les feuilles fertiles normales; on peut en outre voir, dans la plupart des cas, au fond de la concavité de ces corps, une sorte de crête charnue se prolongeant parfois, au point de fixation, en un très court pédicelle charnu qu'on peut distinguer, sur la photographie, à la base du gros corps. La crête a été représentée dans les figures 15 et 16; elle rappelle la proéminence longitudinale, charnue, qui, chez les carpelles normaux, correspond à la nervure médiane et dont nous avons signalé, à propos de l'anomalie axile, des résidus en alternance avec les talons du verticille terminal. Enfin, et cela accentue encore la ressemblance morphologique avec les carpelles normaux, tous les corps pariétaux observés portaient, à l'extrémité opposée au point de fixation, un prolongement chiffonné, granuleux ou papilleux, situé exactement dans l'axe longitudinal du corps. Cet organe, plus ou moins long, plus ou moins pointu, est souvent contourné sur lui-même, parfois même fortement spiralé, et se dirige directement vers l'extérieur, ou s'applique sur la face ventrale du corps; on distingue cet organe sur la photographie, et j'en ai représenté quelques exemples dans les figures 12 à 17. Par sa position, son apparence, etc., cette pointe se montre l'analogue des stigmates et cela achève de donner à ces corps les caractères de feuilles carpellaires.

Mais la ressemblance va plus loin encore, et si ces corps ont pris tous les caractères morphologiques des feuilles fertiles, ils en ont pris aussi les caractères physiologiques, qui restent, il est vrai, à l'état rudimentaire. En effet, la paroi interne de ces organes a acquis la fonction ovulogène des feuilles fertiles normales, et, dans leur concavité plus ou moins fermée, nous apercevons de petits corps blancs qui sont des ovules et que j'ai représentés dans les figures 13, 15, 16 et 17. J'ai paraffiné ces ovules, j'en ai fait des sections et j'ai pu me convaincre

qu'ils sont constitués de façon identique aux ovules des carpelles normaux: même courbure anatrope, même court pédicelle, même disposition des téguments. Sans doute ces ovules, ayant subi un arrêt dans leur développement, se caractériserent par certains détails comme organes avortés: dans leur cavité, remarquablement grande, il n'est plus possible de reconnaître les différentes parties du sac embryonnaire; mais cela n'a rien d'extraordinaire et n'a rien à voir avec l'anomalie du corps où sont nés ces ovules; pour m'en persuader, j'ai traité de la même manière de petits ovules blancs pris, les uns dans le gros corps charnu, les autres à la surface des carpelles normaux du fruit dont je donne la photographie; et ces ovules avortés, quel que soit l'endroit d'où ils avaient été enlevés, se montrèrent absolument identiques les uns aux autres dans tous leurs détails. Pour la même raison que nous avons déjà énoncée à propos de la première catégorie d'anomalies, le développement de ces corps charnus est en retard par rapport à celui de l'ovaire normal, et cela explique que les ovules qu'ils contiennent restent avortés comme ceux que le défaut de nourriture a empêchés d'atteindre à la mâturité.

Je n'insiste pas sur les très petits détails de forme ou de disposition qui distinguent ces divers corps; la photographie et les dessins qui accompagnent cette note en représentent les cas les plus caractéristiques: leur cavité pourra être, comme je l'ai dit, largement ouverte ou presque close, son ouverture sera une fente étroite ou une large excavation qui pourra avoir une forme plus ou moins triangulaire ou elliptique; les bords de la concavité seront plus ou moins repliés; quelquefois près du point de fixation (Fig. 12, 13, 14, 17) et plus rarement à l'extrémité opposée (Fig. 12, 13, 15), la courbure du corps qui tend à devenir anatrope, formera des sortes de talons, recourbés eux aussi vers la concavité de la face ventrale. Tous ces petits détails de courbure, et surtout le fait que la concavité n'est jamais fermée, m'ont affermi dans ma conviction qu'il s'agissait bien là d'ovules charnus.

Il n'est pas nécessaire d'entrer davantage dans d'explications;

les figures ci-jointes mettront en lumière les quelques points que j'ai pu laisser de côté.

EXPLICATION DES FIGURES.

PL. V.

Photographie, effectuée par M. HUYSMANS de Buitenzorg, et montrant 4 des 6 corps charnus latéraux qui remplissaient presque complètement la cavité ovarienne. Au sommet du fruit on aperçoit quelques semences arrivées à maturité; à droite, les petits corps blancs sont les ovules avortés des carpelles normaux. Le gros corps est porté par un très court pédicelle et sa cavité est presque fermée par les bords repliés sur la face ventrale. On aperçoit, au sommet des corps, le prolongement stigmatoïde; $^3/_4$ grandeur naturelle.

PL. VI.

Fig. 1. Anomalie axile très rudimentaire, décrite dans le texte sous la lettre *a*. Grandeur naturelle.

Fig. 2. Anomalie axile *b*. Ovaire pédicellé surmonté d'un style et d'un stigmate plumeux. Grandeur naturelle.

Fig. 3. Anomalie axile *c*. Ovaire sessile, long style supportant un stigmate 5-lobé. Grandeur naturelle.

Fig. 4. Anomalie axile *d*. Gros corps conique, sessile, à 5 côtes faiblement marquées et à 5 talons, surmonté d'une pointe très courte. Grandeur naturelle.

Fig. 5. Anomalie axile *e*. Corps conique porté sur un pédicelle très court et très large; au sommet une longue pointe très aiguë. Grandeur naturelle.

Fig. 6. Anomalie axile *f*. Le corps conique sessile a 5 côtes bien marquées et 5 talons; il est en outre surmonté d'un long style ondulé portant un stigmate plumeux. Grandeur naturelle.

Fig. 7. Anomalie axile *g*. Gros corps conique asymétrique; 5 talons, court stigmate spiralé. Grandeur naturelle.

Fig. 8. Anomalie axile *h*. Tous les caractères morphologiques d'un ovaire; pédicelle et style courts et larges, stigmate 5-lobé. Grandeur naturelle.

Fig. 9. Anomalie axile *i*. Comme le type de la fig. 8. Grandeur naturelle.

Fig. 10. Anomalie axile *j*. Autour d'une zône pentagonale plate, s'élèvent les 5 mamelons du verticille jeune, vu de dessus. Grandeur naturelle.

Fig. 11. Le même vu de profil. Long pédicelle charnu. Grandeur naturelle.

Fig. 12. Anomalie pariétale. Corps très fortement courbé. Stigmate. Grandeur naturelle.

Fig. 13. Anomalie pariétale. Corps charnu fortement courbé. Stigmate contourné. Ovules. Vue de dessus. Grandeur naturelle.

Fig. 14. Cas analogue au précédent, vu de côté. Stigmate spiralé. Grandeur naturelle.

Fig. 15. Anomalie pariétale à bords latéraux peu recourbés; arête médiane longitudinale bien visible; long stigmate. Ovules. Grandeur naturelle.

Fig. 16. Anomalie pariétale. Concavité largement ouverte. Arête médiane, ovules, court stigmate spiralé. Grandeur naturelle.

Fig. 17. Anomalie pariétale remarquablement volumineuse. Bords latéraux très fortement repliés vers la face ventrale, jusqu'à la fermer presque totalement à une extrémité et à constituer une ouverture triangulaire de la concavité. Du côté du point de fixation, le corps est aussi fortement courbé et forme un talon replié vers la face ventrale. Nombreux ovules dans la cavité. Grandeur naturelle

THE PROTHALLIUM OF KAULFUSSIA AND GLEICHENIA.

BY

D. H. CAMPBELL.

(With 8 Plates).

Kaulfussia.

Of the five known genera of existing Marattiaceae the monotypic *Kaulfussia aesculifolia* Bl. stands very much by itself, being evidently not at all nearly related to any of the other genera. It shows certain resemblances to some of the fossil Marattiaceae, e. g. *Ptychocarpus*, and it was therefore especially desirable that the development of its gametophyte should be investigated. *Kaulfussia* is said to occur throughout the moister portions of the Indo-Malayan region, but it does not appear to be a common plant. Several specimens are growing in the rich collection of ferns in the botanical garden in Buitenzorg, and inquiry showed that the plant occurred in the forest about the foot of Mount Salak not far from Buitenzorg. After one or two unsuccessful searches for the plant it was finally secured with the aid of the veteran collector of the garden, Paidan, and a sufficient number of prothallia were found to make a fairly satisfactory study of the most important details of its structure.

The plant is very different in aspect from any of the other Marattiaceae. The fleshy prostrate rhizome is in habit a good deal like *Danaea* and the arrangement of the leaves is not unlike that found in the latter genus; but the form of the

leaves is very different. They are palmate, or the smaller ones may be simple. They usually have from three to five leaflets, and in the latter case they resemble quite closely a large horse-chestnut leaf, as the specific name indicates. The complicated netted venation is entirely different from that of the other Marattiaceae and is quite like that of a typical dicotyledon. Except for the presence of the main veins it is quite similar to that of many species of *Ophioglossum*, and also resembles *Onoclea* or *Ceratopteris*. The very large circular synangia are especially characteristeric, and the large stomatic pores are also a peculiar feature. Some of the largest leaves had stalks almost a metre in length, but most of them were not more than about half as much. The leaves are thick and fleshy in texture.

The plants were found in a small narrow ravine at the base of Mount Salak, and on the clay walls of the narrow part of the ravine, where it was very shady and moist; a number of prothallia and small sporophytes were collected.

The first account published of the prothallium of the Marattiaceae was that of Luerssen (Über die Entwickelungsgeschichte des Marattiaceenvorkeims, Bot. Zeit., 1875, N°. 32), whose account was not very complete, however. Somewhat later Jonkman (La génération sexuée des Marattiacées, Arch. Neerlandaises, XV, 1880), published a full account of the germination and development of the prothallium in several species of *Angiopteris* and *Marattia*. Later the same writer published a brief note on the germination of *Kaulfussia* (Over de Kieming van *Kaulfussia aesculifolia*, Neerland. Kruidk. Arch., Ser. 2, deel 3, stuk 2, p. 262, 1879). In 1892 Farmer (The embryogeny of *Angiopteris evecta*, Hoffm., Ann. Bot., V, 1892) described the prothallium of *A. evecta* from material collected in Ceylon, and in 1894 the writer described the prothallium and embryo of the Hawaiian *Marattia Douglasii* (Observations on the development of *Marattia Douglasii*, Baker., Ann. of Bot., VIII, 1894). The only account of the American genus *Danaea* is Brebner's paper (On the prothallus and embryo of *Danaea simplicifolia*,

Rudge, Ann. of Bot., X, 1896). As yet nothing is known concerning the development of the recently described *Archangiopteris* from southern China. All of the genera that have been described agree in the main characters of the prothallium and reproductive organs, which differ decidedly from those of the leptosporangiate ferns. As Jonkman showed, and as I can confirm from a study of *Marattia Douglasii*, the small colorless spores first develop chlorophyll and enlarge to several times their original size before the first division takes place. The growth of the prothallium is very slow, and according to Jonkman the reproductive organs appear only after a long period. This slow growth and the difficulty of keeping them in cultivation free from algae and fungal parasites accounts for the failure of most attempts to grow them.

Where the plants are found growing in their native habitat careful search will usually reveal more or less numerous prothallia; but as most of the species are not very common it requires a good deal of searching to obtain these.

The gamethophyte of the Marattiaceae is easily distinguished from that of most ferns by its dark green color and fleshy consistence. Except at the extreme margin it is more than one cell in thickness, and the deep green color and texture both are suggestive of *Anthoceros*.

The prothallia of *Kaulfussia* are much larger than those of any other Marattiaceae that have yet been described and, except for the large branching prothallium of certain species of *Hymenophyllum* and *Vittaria*, are the largest that are known. Unlike *Hymenophyllum* and *Vittaria*, where the filmy prothallium is but one cell thick, the large prothallia of *Kaulfussia* are very massive and strongly resemble such a liverwort as *Pellia* or *Aneura*.

The youngest prothallia that I secured were about 5 mm. in length and like the older ones were decidedly elongated, with a deep sinus in front (Pl. VII, Figs. 1 and 2). Antheridia were present in small numbers, occupying the forward part of the thick midrib, which is strongly developed in *Kaulfussia* as it is in

the other Marattiaceae. The older prothallia are relatively broader (Pl. VII, Figs. 3, 5 and 6) and these usually bear archegonia. Only in a few cases were young antheridia found upon prothallia which bore archegonia. Whether this is always true could not be decided from the small number of prothallia that were available for study.

The antheridia seemed to be formed first, and after these have matured and discharged the spermatozoids, archegonia arise in the same position with reference to the apex. Unlike most ferns the walls of the empty antheridia do not become discolored and they are easily overlooked. Careful examination of the sections of the older prothallium will usually show the empty antheridia, and it is probable that most of the prothallia are proterandrous and not dioecious as might be supposed from a casual examination. The margins of the large prothallia are more or less irregularly lobed and are not unlike those of *Osmunda*, but as in the other Marattiaceae, the wings are several cells in thickness near the midrib and only at the extreme edge do they become one cell thick. The full grown prothallia are usually a centimetre or more in length and nearly as broad. One very large one (Pl. VII, Fig. 7) bearing a young sporophyte with two fully developed leaves was found, that measured nearly two and one-half centimetres in length by one and three-fourths in extreme width, and was also very thick. A second archegonial cushion was present, (Pl. VII, Fig. 7 *b* ♀) but whether this was due to a forking of the original apex, such as is not uncommon in *Marattia* and *Angiopteris*, was not determined, but it is very probable that such was the case.

The rhizoids are stout with thick but quite colorless walls. They often show apparently transverse septa and the end is not infrequently divided (Pl. VII, Figs. 8 and 9). So far as could be determined from a somewhat hasty study of the rhizoids, these septa are not formed as a result of true cell division and only one nucleus could be seen. As this nucleus is large and conspicuous it seems likely that the formation of septa is not accompanied by a division of the nucleus. Brebner describes

and figures septate rhizoids in *Danaea simplicifolia* and assumed that they were really multicellular. He does not appear, however, to have made a critical examination of the nuclei, and it is not unlikely that these rhizoids also are not really multicellular.

The apex of the prothallium is much like that of other ferns. The apical meristem lies at the bottom of the sinus and a horizontal section (Pl. VII, Fig. 4) shows the usual row of marginal cells one of which is generally larger than the other and may represent a single apical cell, but this is difficult to decide as there is no doubt that all of the marginal cells act to some extent as initial cells for the growth of the thallus, and in longitudinal sections appear very much alike. As in other ferns the longitudinal section appears nearly semi-circular, the cells having in fact the form of half a disc. The principal segments are cut off from the internal face, but lateral segments adding to the row of marginal cells are also formed from time to time.

In the interior cells of the older parts of the gametophyte there occurs an endophytic fungus very much like that found in the prothallium of the Ophioglossaceae (Pl. VII, Fig. 10). I have also found this in *Angiopteris* and in *Marattia Douglasii*, and it is quite likely that it occurs largely in all Marattiaceae. As we shall see later a similar endophyte occurs in many, if not all, species of *Gleichenia*.

The Antheridium.

The antheridia in *Kaulfussia* are developed upon the younger prothallia before the archegonia appear. They seem to be confined strictly to the underside of the midrib near the apex, occupying relatively exactly the same position that the archegonia do in the older prothallium. None were seen upon the wings of the prothallium, nor were they in any cases found upon the upper side, as is by no means uncommon in *Marattia* and *Angiopteris*. They are much larger than those of any of the other Marattiaceae that have been studied, and in this respect as well as in the larger spermatozoids they resemble

Ophioglossum. They arise near the growing point (Pl. VII, Fig. 11) and seem to be formed in pretty exact acropetal succession. In their development as well as in their large size they closely resemble *Ophioglossum*. The mother-cell divides as in other eusporangiate ferns into an outer cover-cell and an interior one, the mother-cell of the spermatocytes. The form of the mother-cell varies a good deal, being sometimes quite narrow (Pl. VII, Fig. 13) sometimes relatively much broader. In the first instance the first division of the inner cell is usually transverse, while in the broader type it is more commonly longitudinal. This variation was also noticed by the writer in *Ophioglossum pendulum*.

Following the primary division, others are found at right angles to it, and this usually results in eight nearly equal cells placed octant-wise. The subsequent divisions follow without any very definite order so far as could be ascertained, and there finally results a large number of spermatocytes, each with a large and deeply staining nucleus. The final number of spermatocytes is probably not always the same, but it may be several hundred in the large antheridia, as more than fifty can sometimes be seen in a single section (Pl. VII, Fig. 16).

In the cover cell the divisions are all anticlinal, and horizontal sections, or surface views, show that like the other Marattiaceae the successive walls are arranged much like the segments of a three sided apical cell, being placed spirally, the last wall cutting out the small nearly triangular opercular cell (Pl. VII, Fig. 17*b*). Whether the latter is thrown off when the antheridium opens, or is merely broken through is not quite clear, as the opening of the antheridium was not studied in the living state, and this point could not be certainly decided by a study of sections of the empty antheridium.

The fully developed antheridia project somewhat and they are found close together presenting an appearance when seen in section (Pl. VII, Fig. 11) not unlike that of *Equisetum* or *Ophioglossum*. As the antheridium develops there are formed the mantle-

cells (*m*) which have been found to occur generally in the other Marattiaceae as well as in the Ophioglossacae. In the empty antheridium these mantle-cells project strongly into its cavity, and they are no doubt important factors in the dehiscence of the ripe antheridium.

The spermatozoids are larger than those of either *Angiopteris* or *Marattia*, both of which were examined for comparison. The material which was used, while excellently fixed with one per cent chromicacid, did not stain very satisfactorily with the double stain of saffranin and gentian-violet, but nevertheless the main points of development could be followed and agreed very closely with corresponding stages of the spermatogenesis of *Ophioglossum* which I have recently described. (Studies on the Ophioglossaceae, Ann. du Jardin Botanique de Buitenzorg, XXI, 1907).

Although not staining very strongly, the two blepharoplasts (Pl. VIII, Fig. 19*b*) could be seen in the cell previous to its final division into the two spermatocytes. After this final division the nucleus of the spermatocyte appears coarsely granular and, as usual, no nucleolus is apparent. In favorable preparations the blepharoplast, a round body staining rather deeply, may be seen lying near the nucleus. Later the blepharoplast assumes a curved form and becomes much extended, and from it the cilia begin to develop before the nucleus has materially changed its shape. The latter now becomes slightly pointed at one end and begins to extend itself so that it appears somewhat crescent-shaped, very much as is the case in *Ophioglossum*, and as has been described by Belajeff and others in *Equisetum* and many ferns. The blepharoplast in the meantime becomes still more elongated and strongly coiled, and the cilia increase in length. The nucleus in *Kaulfussia* becomes less elongated than is usual in the ferns and also less than is found to be the case in *Angiopteris*. In this respect as well as in its larger size it more nearly resembles *Ophioglossum* than *Angiopteris*. The granular appearance of the nucleus is maintained until the spermatozoid is almost

fully developed when there seems to be a contraction of the nucleus which becomes narrower and almost homogeneous. The nucleus occupies only the large posterior coil of the spermatozoid, all of the forward portion, about two small coils, being formed of the blepharoplast with probably a certain amount of other cytoplasmic matter. The free spermatozoids were not seen as the material was collected just as I was on the point of leaving Buitenzorg and it was necessary to preserve it at once.

While the series of preparation of the developing spermatozoids was not entirely complete it was clear that the development follows very closely that of *Ophioglossum*.

The Archegonium.

The archegonia are formed as a rule only after the antheridia have ceased to develop. They closely resemble those of other Marattiaceae but are decidedly larger, and in this respect *Kaulfussia* is again more like *Ophioglossum*. (Laŋg, On the prothallium of *Ophioglossum pendulum* and *Helminthostachys Zeylanica*, Ann. of Bot., XVI, 1902; Campbell, loc. cit.) As in the case of the antheridium the archegonia are formed acropetally. As in all species of Marattiaceae the neck of the archegonium is very short and hardly projects at all above the surface of the prothallium. The first division in the mother-cell is like that in the young antheridium and results in the separation of an outer or cover-cell from the inner one (Pl. VIII, Fig. 23). The latter again divides by a periclinal wall into a central cell, from which later arise the egg-cell and canal-cells, and a basal cell (*b*) which is probably always present, but is less conspicuous than is the case with many other ferns. Like the mother-cell of the antheridium there is a good deal of variation in the width of the young archegonium. Some of the narrower types (Pl. VIII, Fig. 25) recall the archegonium of *Anthoceros* and suggest the possible derivation of this type of archegonium from one like that found in the Anthocerotaceae. The further development of the archegonium corresponds almost exactly to that already described in various Marattiaceae. The neck remains very short,

each of the four original neck-cells often dividing only once, so that there may be but two cells in each of the four rows. More often there is a second division in some of the cells so that each row consists of three cells (Pl. VIII, Fig. 28). The nucleus of the broad neck-canal-cell probably always divides, but in the few sections where the two nuclei could be seen (Pl. VIII, Figs. 26—28) there was no indication of a wall between them, but as has sometimes been observed in other Marattiaceae it is by no means unlikely, however, that such a division may occur also in *Kaulfussia*. The ventral canal-cell is conspicuous and equals in breadth the sister-cell, the egg (Pl. VIII, Fig. 27). The large ventral canal-cell in the Marattiaceae is in marked contrast to the very inconspicuous one found in the Ophioglossaceae where it is usually very difficult to demonstrate. In the peripheral portion of all the axial cells of the archegonium there are many small starchgranules. Jonkman figures similar starch grains in both *Marattia* and *Angiopteris*. Mantle-cells like those surrounding the antheridium may be formed, but they are not so conspicuous and do not surround the whole of the archegonium venter. In this respect there is also a close agreement between the Marattiaceae and *Ophioglossum*.

The Embryo.

Only two young embryos were secured so that it was impossible to follow in detail the development of the young sporophyte. The first or basal division wall, as in other investigated Marattiaceae, is transverse, and to judge from a comparison with the embryos of *Angiopteris*, of which a number of preparations were made, all of the organs of the young sporophyte except the foot are of epibasal origin, the entire hypobasal half of the embryo forming the foot. In this respect the Marattiaceae resemble *Isoetes* (see Campbell, Contributions to the life-history of *Isoetes*, Ann. of Bot. V, 1891), and *Botrychium*, where the whole of the epibasal half of the young embryo also becomes the foot (Jeffrey, E. C., Gametophyte of *Botrychium Virginianum*, Proc. Canadian Institute, V,

1898). In the Marattiaceae, however, the epibasal half of the embryo is turned away from the archegonium.

Fig. 30 (Pl. VIII) shows a nearly medium longitudinal section of a young embryo. This is very much elongated transversely, and to judge from the position of the cells the original basal wall is followed by medium walls thus forming fairly regular quadrants. A large cell (*st*) in one of the epibasal quadrants, both in form and position, agrees with the apical cell of the stem described by Brebner for *Danaea*. I have found that a very similar stem initial is developed very early also in *Angiopteris*. The embryos, however, were too young to make clear the relation of the cotyledon and primary root of the stem. Three nearly transverse sections of an embryo of about the same age are shown in Fig. 31 (Pl. VIII).

As in the other Marattiaceae the cotyledon and primary root grow in opposite directions. The epibasal quadrant is turned away from the archegonium and the cotyledon thus grows directly upward, piercing the overlying tissue of the prothallium and emerging upon the upper surface. The root grows downward so as to be almost in a straight line with the cotyledon. It has been assumed heretofore that the root originates from one of the hypobasal quadrants, but in *Angiopteris* this does not seem to be usually the case, and it remains to be seen whether this is so in *Kaulfussia*. The growth of the root through the tissue of the foot explains the absence of a recognizable foot in the older embryo. The young sporophyte is thus bipolar and its median portion is completely surrounded by the prothallium. On a re-examination of my preparation of the embryo of *Marattia Douglasii* I am inclined to believe that in this species also the foot is developed from the whole of the hypobasal portion of the embryo and all of the other organs are of epibasal origin. It will not be strange if this proves to be the rule therefore troughout the Marattiaceae, as well as in the Ophioglossaceae and *Isoetes*.

The cotyledon is broadly spatulate in outline and shows no trace of the dichotomous branching that is usually characteristic

of *Marattia* and *Angiopteris*. In shape it is very much like that of the cotyledon of *Ophioglossum* and the reticulate venation is also strikingly similar. The second and third leaves closely resemble the primary one, except that they are somewhat larger (Pl. VIII, Fig. 36). The second leaf develops well marked stipules which are found in all of the later leaves. None of the early leaves show a definite midrib, though this appears in the later ones, and there are also formed lateral veins which are joined by the finer reticulations (Pl. VIII, Fig. 37). At first a root is formed for each leaf and this possibly is true throughout the life of the sporophyte. The primary root (Pl. VIII, Figs. 32 and 33) has a single initial cell. In the few cases where satisfactory sections were made it did not show the familiar tetrahedral form of the ordinary ferns, which also occurs in *Angiopteris* and *Ophioglossum*, but was truncate at the base and appeared four-sided in cross-section. In this respect it resembles *Marattia*. Transverse sections of the bundle of the root show that it is of diarch structure with a well marked endodermis showing the characteristic radial markings on the walls. No trace of the endophytic fungus was seen in the tissues of the primary root, nor were tannin cells or mucilage-ducts present, such as are conspicuous in the later roots.

The writer has already expressed his opinion (see: Mosses and Ferns, 2d ed., p. 303) that there is a real relationship between the Maratiaceae and the Ophioglossaceae, although this is not admitted by all botanists. The fact that in several particulars, e. g. the large size of the archegonium, antheridium, and spermatozoids, and the remarkable similarity in the early leaves, *Kaulfussia* shows a greater resemblance to *Ophioglossum* than do any other of the Marattiaceae, is, I believe, an additional argument in favor of this view. The regular occurrence of an endophytic fungus, probably in all Marattiaceae, is also not without significance in this connection. I believe also that further comparison of the embryo of the Marattiaceae and Ophioglossaceae will show a closer resemblance than is usually supposed to exist.

Gleichenia.

The Prothallium and Embryo.

With the exception of the monotypic *Stromatopteris*, all of the species of Gleicheinaceae are usually referred to the genus *Gleichenia*, which is, however, often divided into several subgenera. The species are mostly tropical, some like *G. dichotoma* (*G. linearis* [Burm.] Bedd.) being very widely distributed, according to Hooker and Baker occurring in the tropics of both the old and the new worlds and extending as far north as Japan. It may be said, however, that Underwood in a recent account of the American Gleicheniaceae asserts that the American species referred to *G. dichotoma* is very distinct and should be referred to *G. flexuosa* Schrad. (Underwood, A preliminary review of the North American Gleicheniaceae, Bulletin of Torrey Botanical Club, 34, May, 1907). In the southern hemisphere a number of species are extra-tropical, several occuring, for example, in New Zealand and *G. polypodioides* is found in Africa as far south as Capetown. In the northern hemisphere some species, e. g. *G. dichotoma*, are found in Japan, which forms the northern limit of the genus. There are no species occuring in North America outside of the tropics, and none are found in Europe.

The material upon which the following account is based was collected by the writer at different times, and includes species from Jamaica, South Africa, Ceylon and Java.

The only account of the development of the prothallium and reproductive organs that has yet been published is that of Rauwenhoff (De geslachtsgeneratie der Gleicheniaceen, Natuurk. Verh. der Koninkl. Akademie, Deel XXVIII, 1890), who studied in detail the germination of the spores of several species, and followed the development up to the time of the formation of the reproductive organs. He also obtained a few embryos, but his account of the embryo is very far from complete. The writer has already figured the prothallium and reproductive organs of *G. pectinata* (Mosses and Ferns, 2nd Edit., Figs. 208—209),

but did not follow the development. This brief study of the reproductive organs showed that the species differed a good deal from those described by Rauwenhoff, especially in the structure of the antheridium, and it therefore seemed desirable that a further study of the genus should be made. During a recent visit to South Africa and to the East Indies I therefore made an effort to secure prothallia of as many species of *Gleichenia* as could be obtained for comparison with the specimens of *G. pectinata* collected in Jamaica some years ago.

Rauwenhoff's account of the germination of the spores and the early development of the gametophyte is very satisfactory, and as the growth of the prothallium is rather slow, no attempt was made to repeat his experiments, and the following account is based entirely upon prothallia found growing in their natural habitat.

Most species of *Gleichenia* grow in dense masses, and where they occur upon banks or overhanging ledges of rocks it is not uncommon to find prothallia in considerable numbers in crevices, or upon the earth beneath the overhanging masses of plants. According to Rauwenhoff's account the spores are always destitute of chlorophyll and the germination is rather slow. In some cases he obtained the first signs of germination in ten days, but in most cases the period of germination was from two to three weeks. The development of the prothallium according to Rauwenhoff's account more nearly resembles that of *Osmunda* than any other ferns that have been studied, and *Gleichenia* shows a number of other points in which it resembles *Osmunda*. A good deal of variation is shown in the early stages of germination, but in typical cases the young prothallium soon assumes the familiar heart-shape and becomes somewhat elongated. A midrib develops very early as in *Osmunda*, and as we shall see, this midrib becomes extremely conspicuous in the older prothallium of some species. This conspicuous midrib usually enables one to distinguish between the prothallia of *Gleichenia* and those of other ferns which may be growing with them, but this is not always the case, and it is some-

times necessary to make a microscopic examination in order to make sure.

In the young prothallium there is often developed a single two-sided apical cell as in most other ferns. There is a strong tendency to the formation of a solid cellbody at first in many cases. While the young prothallium is usually smooth in outline, the older ones usually show more or less conspicuous lobing of the margins such as is found to a greater or less extent in the large prothallia of all species.

Of the four species studied by the writer only one, *G. polypodioides* Sm., belongs to the section *Eugleichenia*, the others belonging to the section *Mertensia* Willd. (= *Dicranopteris* Bernh.). The prothallia of the former were collected on the lower slope of Table Mountain not far from Capetown, and thanks are due to Professor H. H. W. Pearson, who took me to the place where the ferns grew. The prothallia were found in crevices of the ledges where the sporophyte was growing, and although the number obtained was not very large, it was sufficient to show the structure of the prothallium itself and the reproductive organs. The prothallium is this species (Pl. IX, Figs. 38, 41 and 42) is much broader relatively than that of the other species studied and resembles more nearly that of the typical Polypodiaceae. The archegonial cushion or midrib, however, is often very massive and develops very early. The margin of the prothallium is nearly smooth and the leaf-like lobes characterizing the other species are almost entirely absent. The stiff brown rhizoids are conspicuous. The prothallia of other species were found upon banks beneath overhanging masses of the spore-bearing plants. In all three species, i. e. *G. dichotoma*, *G. pectinata* and *G. laevigata*, the elongated form of the prothallium is marked except in the very youngest stages, and in all of them the formation of the leaf-like marginal lobes is more or less striking. As Rauwenhoff found in some of the species studied by him (loc. cit., p. 40), all species showed a tendency to produce very large prothallia, which, for some unexplained reason, do not produce embryos, although archegonia are pre-

sent in great numbers. These large prothallia were especially striking in *G. dichotoma* (Pl. IX, Figs. 48—49). Some of the largest ones bear a strong likeness to certain liverworts like *Fossombronia*. The midrib is very wide, and the marginal lobes are strikingly leaf-like. Sometimes the archegonia are borne in very great numbers and the regions where they occur upon the midrib are sometimes quite destitute of rhizoids. Where young sporophytes were found they were always developed from comparatively small prothallia (Pl. IX, Figs. 50 and 53). The prothallia of *G. dichotoma* were found abundant near Peradeniya in Ceylon and were also collected near Buitenzorg. Prothallia probably of this same species were noted near Singapore. Prothallia of *G. pectinata* were collected near Port Antonio in Jamaica in the summer of 1897. These were growing upon banks under masses of spore-bearing plants, very much the same positions as were occupied by those of *G. dichotoma*. These prothallia were much like those of *G. dichotoma*, but none of them were found equal in size to the largest prothallia of the latter species. They are also more or less elongated with a conspicuous midrib and strongly developed marginal lobes. The large ones may show a forking of the apex which is also met with in the large prothallia of the other species (see Figs. 45—49, Pl. IX).

In Buitenzorg collections were made in several places. It was supposed that the prothallia all belonged to *G. dichotoma*, but it was noticed that some of the prothallia were quite different in appearance from those collected in Ceylon, and when they were examined more critically it was seen that they evidently belonged to another species. As the only other *Gleichenia* recorded from Buitenzorg is *G. laevigata* Hook. and as this species is often associated with *G. dichotoma* it was practically certain that the prothallia in question belonged to *G. laevigata*. They differ from all other species examined in the remarkable development of the marginal leaf-like lobes which are very much folded and crisped so that they quite conceal the upper surface of the prothallium. The latter (Pl. IX, Fig. 46) closely resembles in appearance the liverwort *Geothallus*, or some forms of

Fossombronia or some of the larger species of *Dendroceros*. The midrib is broad and strongly concave above, so that in transverse section (Pl. X, Fig. 59) it appears crescent shape. The "leaves" are broadly expanded and lobed and folded in a very complicated fashion. None of the prothallia of this species were found that equalled in size the large specimens of *G. dichotoma*, and few specimens were found showing a dichotomy of the apex.

The arrangement of the reproductive organs is not always the same. In all of the species examined, exept *G. laevigata* where no young prothallia were found, it is evident that antheridia are formed first in the young prothallia, where very few archegonia had been developed (Pl. IX, Figs 38—40). There are numerous antheridia, many of which are old ones, and in all of these the antheridia are found on the under surface of the thin wings and also upon the sides of the thickened midrib, or even in some cases among the archegonia. The latter are first developed upon the slightly enlarged cushion at the forward end of the midrib, just as they occur in most other ferns; but in the older prothallia especially, they are often restricted to the sides of the midrib and resemble in this respect *Osmunda*, with which the prothallia have other points in common.

In *G. laevigata* (Pl. X, Fig. 59) the position of the antheridia is quite different from that of the other species. The archegonia are mainly confined to the sides of the very broad midrib, but the antheridia are usually borne upon the lateral leaf-like lobes and may occur on the upper or lower side. They may also be developed upon the upper surface of the midrib. Antheridia of very different ages are found together, showing that their development is not strictly acropetal.

The apical growth of the prothallium is very much like that of other ferns. The apex, seen in horizontal section (Pl. X, Fig. 60), shows a row of marginal cells (*x*) of which one is usually larger than the other and probably represents a single apical cell, although this is not absolutely certain as the divisions in the neighboring apical cells are similar. The longitudinal section of the thallus presents an appearance of the apex entirely

similar to that described in *Kaulfussia*. As in *Osmunda* there are lateral lobes which are especially marked in *G. laevigata* (Pl. X, Fig. 59—61). These arise alternately right and left of the growing point and are formed by an increased growth in the marginal cells resulting in the projection of the young lobes. The latter very soon show a distinct two-sided apical cell (Pl. X, Fig. 61), but this is soon lost and finally the growth appears to be very irregular. Rhizoids are produced in great numbers from the midrib. They are stout and rigid, and the walls become very dark in color.

There is always present in the older parts of the prothallium an endophytic fungus very similar to that described in *Kaulfussia*. This does not seem to differ much from the endophyte that infests the Ophioglossacae. A similar endophyte, as has also been stated, occurs in several Marattiaceae and I have also found it in *Osmunda*. As this is also the case in many species at least of *Lycopodium*, it is highly probable that further research among the ferns will show that this endophytic fungus is much commoner than has been supposed. The irregular branching hyphae are undivided for the most part, and in the younger portions of the prothallium they usually show plainly more or less constriction where they pierce the cell wall. Except in the oldest cells of the prothallium, the nucleus remains evident, but the chromatophores and starch become disorganized and finally disappear.

The fungus agrees in all respects with that recently described by the writer for *Ophioglossum*. The oogonium-like enlargements of the hyphae are less frequent than was observed in *Ophioglossum*, but otherwise the fungus is very similar. In some cases small round bodies, resembling those seen in these enlarged vesicles, were seen free in the cells of the host, and may have been discharged from the vesicles. Whether or not these are reproductive cells, possibly zoospores, remains to be seen. Except for slight differences in size the endophyte seems to be the same in all species of *Gleichenia*.

The Antheridium.

Rauwenhoff studied the structure and development of the antheridia in several species of *Gleichenia*, especially *G. rupestris*. All of the species studied by him agree closely in the structure of the antheridium and differ only slightly in this respect from the Polypodiaceae. Of the species considered in the present paper *G. polypodioides* comes nearest to the species examined by Rauwenhoff. The other species show very marked differences, especially in the very much larger size of the antheridium, this being especially noticeable in *G. pectinata* and *G. laevigata*, the former of which was studied in detail. The antheridia as we have seen occur in this species upon the lower side of the wings of the prothallium and also upon the sides of the midrib. In the species studied by Rauwenhoff there is a cell cut off from the base of the young antheridial cell forming a stalk-cell of greater or less size, and in *G. pectinata* this is often followed by one or more later ones intersecting the first cell so as to form a stalk of greater or less length (Pl. X, Fig. 64). According to Rauwenhoff there is then formed a wall similar to the funnel-shaped one found in the antheridium of the Polypodiaceae. I have not found this wall in any of the species examined by me. Instead of this there are two or more curved walls that are formed in succession somewhat after the fashion of the segments of the apical cell. In this respect as well as in the later stages of the antheridium it is similar to that of *Osmunda* (Pl. XI, Figs. 70 and 71).

Cross sections of young antheridia of *G. pectinata* showed two or three of these intersecting walls enclosing the central wall. From the latter by a more or less curved periclinal wall (Pl. X, Fig. 65) there is separated a central, approximately tetrahedral cell from which the spermatocytes arise. In his Fig. 58, representing a young antheridium, Rauwenhoff shows chlorophyll-bodies in the central cell. It is probable that the specimen figured is abnormal, or that the chlorophyllbodies shown belong

to the peripheral cells, as in all normal antheridia chlorophyll is quite absent from the central cell.

In *G. flabellata* and *G. rupesteris* Rauwenhoff found that there were only three or four cells in the walls of the antheridia aside from the stalkcell. Indeed they differ from the antheridia of the Polypodiaceae merely in the fact that the lower ring-formed cell may divide into two by a vertical wall. In *G. pectinata* the number of cells is very much greater. No complete ringcells are found, although he first wall may be very much curved or horseshoe-shaped (Pl. XI, Fig. 71–73), and this is also the case in the other species examined. From a careful study of many sections taken in all directions the following seems to be the succession of divisions. After two or three basal (stalk-) cells have been cut off, extending half way or more around the antheridium, the central cell is separated by the first periclinal wall, which forms a dome-shaped cell above the central cell of the antheridium. It is not quite certain what is the next division, but it is probably the separation of a cap-cell, as in the species described by Rauwenhoff. The subsequent divisions in the wall-cells are not absolutely uniform, but in the main follow the same plan. Where a series of sections of the antheridium are examined (Pl. X, Fig. 69; Pl. XI, Figs. 74 and 90) it will usually be found that the arrangement of the cells on the opposite sides of the antheridium is quite different. On one side the position of the walls is horizontal, following the lines of the first formed wall, and forming partial ring-shaped cells which, however, are later divided by vertical walls. On the opposite side, probably corresponding to the last formed of the basal series of segments, there are also vertical walls running to the apex of the antheridium. The latter is occupied by the primary cover-cell, which is often more or less lateral in position, and this cover-cell also undergoes certain divisions. These divisionwalls are arranged spirally, the last division resulting in the formation of a small opercular cell (*o*) like that found in *Osmunda* and the eusporangiate ferns. While the number of cells forming the wall of the antheridium in *G.*

pectinata is probably not constant and is difficult to determine exactly, it is probable that as a rule there are not less than 12 of these instead of the four found by RAUWENHOFF in *G. flabellata* and *G. rupestris*.

The subsequent divisions do not appear to be absolutely constant, nor is the final number of spermatocytes always the same. The number is very much greater in *G. pectinata* than in any of the species studied by RAUWENHOFF. The exact number could not be counted, but there must be several hundred altogether. In a single section of a large antheridium more than fifty are visible (Pl. XI, Figs. 72—73). The spermatocytes are not very large and the nuclei were not well fixed in most of the material, so no attempt was made to study the development of the spermatozoids, which probably does not show any particular features, since the fully developed spermatozoids (Pl. XI, Fig. 75) closely resemble those of other ferns. The opening of the antheridium was not observed in living specimens, but from sections of the recently opened antheridium it is clear that the dehiscence is brought about by the opercular cell. The spermatozoids closely resemble those of other leptosporangiate ferns, but are smaller than is often the case, e. g. *Osmunda*, *Struthiopteris*. The fully grown antheridium is much larger than that of any other leptosporangiate fern yet described and may reach a diameter of 100 μ.

G. polypodioides agrees more nearly with RAUWENHOFF's account of *G. flabellata* and *G. rupestris*. There are, however, important differences in which it approaches *G. pectinata*. The very young antheridium seen in cross section (Pl. XI, Fig. 76) shows a nearly complete ring-shaped cell surrounding the base of the antheridium, but usually it can be seen that there are two intersecting, strongly curved walls, so that the base of the antheridium is composed of two nearly circular cells. These may later undergo further divisions, and in the dome-shaped upper cell, when seen from above, curved walls are formed (Fig. 77, 2) running over the top of the antheridium. Finally an opercular cell is cut off. The total number of cells in the wall is about ten,

less than that in *G. pectinata*, but much greater than in either *G. flabellata* or *G. rupestris*. In the size of the antheridium and in the number of spermatozoids it is inferior to *G. pectinata*. Rauwenhoff does not state the number of spermatozoids in *G. flabellata* or *G. rupestris*, but to judge from his figures it is much less than in any of the species studied by me.

G. dichotoma agrees closely with *G. pectinata* both in the position and structure of the antheridium (Pl. XI, Figs. 82—88), but the latter is usually slightly smaller than that of *G. pectinata*.

As we have already seen *G. laevigata* differs much from the other species in the position of the very large antheridia which are even larger than those of *G. pectinata* (Pl. XI and XII, Figs. 89—93). They occur often in crowded groups near the base of the lateral leaf-like lobes of the prothallium. Less frequently they are found upon the upper surface of the midrib. While the arrangement of the cells of the wall is much like that in *G. pectinata* the number of cells is much larger and sometimes the walls of the antheridium are in places more than one cell thick (Pl. XII, Fig. 91*a*). Owing to the crowding together it is not uncommon to meet with antheridia that are much smaller than the normal ones (Pl. XII, Figs. 92—93). Some remain rudimentary and show an elongated form resulting from a definite apical growth. These dwarf-antheridia seem to be formed as buds upon the larger ones. In several cases what seem to be rudimentary antheridia were seen to be growing from the wall cells of the larger antheridia. Corresponding to the large size of the antheridium the number of spermatozoids is also greater than in *G. pectinata*.

The Archegonium.

The first archegonia are formed in a cushion just back of the growing point of the prothallium, very much as in ordinary ferns. As the prothallium grows new archegonia arise more abundantly at the sides of the growing point and thus are shifted to the flanks of the massive midrib, being much less numerous among the rhizoids. In the large prothallia of *G. dichotoma* it was sometimes found that the portion of the

midrib where archegonia were borne, was almost entirely free from rhizoids. Rauwenhoff examined the archegonia of several species of *Gleichenia* and notes that the neck is straight, but he makes no mention of the presence of the basal cell, nor did he make a detailed study of the canal-cells. In general the four species under consideration here were very much alike, but there were some minor points of difference. *G. pectinata* proved to be the best for study and this species was carefully examined for the details of development.

The archegonia (Pl. XII, Figs. 94—104) are produced in large numbers and are formed in rapid succession near the apex. Cross sections of young archegonia show an arrangement of the cells not unlike that found in *Anthoceros* (Pl. XII, Fig. 95). The mother-cell of the archegonium is deeper in *Gleichenia* than is usual in the ferns, this being especially noticeable where the young archegonia are crowded. The young archegonium shows at this stage the usual three superimposed cells of which the basal one is unusually conspicuous (Pl. XII, Figs. 96—97). The basal cell often undergoes a transverse division while the archegonium is still young, and these cells divide further as the archegonium develops. The first division of the central and outer cells follow the usual course. The outer cell divides by intersecting walls into the four primary neck-cells, which divide repeatedly by transverse walls until the neck becomes very long. In *G. pectinata* the neck is often nearly straight or is slightly inclined forward. In the latter case the two posterior rows of cells are somewhat longer than the forward ones. The number of cells in each row is about eight to ten. The central cell is, as usual, pushed up between the neck-cells and becomes very much elongated before the primary neck-canal-cell is cut off from it. The ventral canal-cell is then separated from the egg-cell and the neck-canal-cell divides into two (Pl. XII, Figs. 98—100). In all of the species examined except *G. polypodioides* there was usually a distinct wall between the canal-cells, such as occasionally occurs in *Osmunda*, but which is commonly absent in the other leptosporangiate ferns. Less often the division of the nucleus is not

accompanied by a division of the cell wall (Pl. XII, Fig. 101). Associated with the archegonia are short glandular hairs or paraphyses which usually consist of one short basal cell and a longer terminal one. The dehiscence of the archegonium was not studied in the living state, but opening archegonia were frequently met with, and in a few cases the entrance of the spermatozoids was demonstrated. The fertilization was not studied in detail, but the entrance of the spermatozoid into the egg and the penetration of the egg-nucleus seems to closely correspond to what has been studied and observed in other cases.

Of the other species examined, *G. polypodioides* differs from *G. pectinata* in the character of the archegonium more than do the other more nearly related species. In the former the archegonium neck is very strongly bent forward and is longer and contains more cells. The whole archegonium is larger than in the other species. In this species also no archegonium was seen in which the neck-canal-cell was divided by a wall. Only a small number of archegonia were studied, however, and it is quite possible that such division may sometimes occur.

The archegonia in both *G. dichotoma* (Pl. XIII, Figs. 104—106) and *G. laevigata* (Pl. XIII, Figs. 109—110) closely resemble *G. pectinata* both in form and size, and as in that species there are usually two distinct neck-canal-cells. The forward curve of the neck in all the species of *Gleichenia* is an interesting contrast to the backward bending of that of the Polypodiaceae. Probably in both cases the position facilitates the entrance of spermatozoids.

The Embryo.

Only a small number of the embryos was secured and it was not possible to follow as fully as could have been wished all of the earlier divisions. Rauwenhoff figures sections of two young embryos of *G. dicarpa*, but he did not follow in detail the divisions beyond the earliest stages. The first division seems to correspond to that of the Polypodiaceae, the first or basal wall being vertical and coinciding approximately with the axis

of the archegonium. The second or quadrant wall is as usual at right angles to the basal wall. If the archegonium is on one side of the midrib and thus lies horizontally, the quadrant wall like the basal wall also lies in the plane of its axis, as in *Osmunda*. If it is one of the younger archegonia lying directly back of the growing point the arrangement of the quadrants with reference to the archegonium is exactly like that of the Polypodiaceae. As in the other leptosporangiate ferns that have been studied, the epibasal or anterior quadrant gives rise to stem and leaf, the posterior quadrant, to root and foot. Fig. 111 (Pl. XIII) shows a nearly median horizontal section of a young embryo of *G. pectinata*. The archegonium in this case was lateral in position and hence it is sectioned nearly longitudinally. Fig. 112 (Pl. XIII) shows three sections of the same embryo. The large cell, *r* (in *b*), is probably the apical cell of the primary root. Rauwenhoff found in *G. dicarpa* that the apex developed very early. Fig. 112 *c* shows the epibasal quadrants forming respectively stem and leaf. The large triangular cell in each quadrant is presumably the initial for the stem and leaf respectively. Figs. 116—118 (Pl. XIII) show three sections of a much older embryo of *G. dichotoma*. The embryo is much elongated and the foot is relatively large, occupying nearly the entire bulk of the embryo. The stem-apex (*st*) is not cut quite straight, but nevertheless shows the apical cell. The apex of the leaf was injured but to judge from a study of older stages there is little question that the leaf also grows from a single initial cell having two series of segments as in the typical ferns. The apical cell of the root is very conspicuous and shows the characteristic tetrahedral form. In the axis of the embryo the first trace of the vascular bundle can be seen, — a strand of narrow procambiumcells. The root usually emerges first, and in most of the sections was broken off or injured, so that no satisfactory studies of the apex in the later stages were obtained. However, to judge from the earlier stages, it does not differ from the roots that are formed later (Pl. XIV, Figs. 129, 130).

The cotyledon grows rapidly and soon breaks through the

calyptra. It is at first a somewhat flattened cone with a single two-sided apical cell. As in most ferns the more rapid growth of the outer side causes it to curve inward and the differentiation of the petiole and lamina is soon evident. The latter, while still quite small, devides into two lobes of unequal size of which one becomes the basal lobe of the cotyledon; the other forms the second lobe, but also includes the apex which continues to grow. It is not quite clear whether the formation of the two lobes of the cotyledon is to be considered as the result of a monopodial branching, or whether there is an unequal dichotomy (Pl. X, Figs. 55 and 58).

Figs. 120 and 121 (Pl. XIV) show longitudinal sections of a young sporophyte shortly after it has emerged from the calyptra. The foot is conspicuous, and between it and the base of the cotyledon is a region of some extent which may be considered to belong to the stem. The stem-apex is inclined and projects but little. A single initial cell can be plainly seen. This is usually, at least, of tetrahedral form, but narrow as seen in longitudinal section. In cross section it appears as a nearly equilateral triangle (Pl. XIV, Figs. 126, 128). In some cases the base of the apical cell appears to be truncate, but this may have been due to the section having been cut somewhat obliquely. The segments of the apical cell divide first into an inner cell which contributes to the central cylinder of the stem, and an outer cell from which arises the cortex and epidermis. The arrangement of the tissues of the young leaf is very similar to that of the stem, and the central strand of procambium-cells joins the stem-bundle a short distance below the stem-apex. Similar axial bundles are developed in the primary root and a short one in the foot, all four bundles uniting in the young sporophyte (Pl. XIV, Fig. 121). The development of the permanent tissues of the bundles begins near the point of junction of the young bundles, and proceeds toward the apices of the respective organs. All of the first formed tracheids are reticulately marked.

The root does not differ from that of other ferns. The tetra-

hedral apical cell has the usual three sets of lateral segments and the outer ones that contribute to the root-cap.

The cotyledon of *Gleichenia*, especially in the section *Mertensia*, differs from that of most ferns. In the majority of ferns the cotyledon is fan-shaped, the result of an early dichotomy. In *Gleichenia* the original apex seems to persist, and although the young cotyledon approximates the fan-shape of the typical cotyledon, it is not easy to determine whether the small fan-shaped terminal section is the result of the forking of the primary branches or is really the primary leaf-apex. The cotyledon thus shows something of the marked apical growth that characterizes the later leaves of most species of the section *Mertensia*. Figs. 55—58 (Pl. X) show different stages of the development of the cotyledon. The definite apical cell of the young cotyledon cannot be made out in the later stages and its place seems to be taken by a group of narrow marginal cells (Pl. XIV, Figs. 124, 125). Whether one of these may be the real apical cell it is hard to say, but it seems more probable that there is at this time no single initial-cell. The marginal cells, seen in longitudinal section, closely resemble the apical cells of the prothallium (Pl. XIV, Fig. 123).

At the time the cotylodon is ready to emerge the rudiment of the second leaf can usually be recognized (Pl. XIV, Fig. 121, L^2). This is not placed directly opposite the cotyledon, but at a distance of about one-third the circumference of the stem. Like the cotyledon it shows a distinct two-sided apical cell. At the base of the second leaf, while it is still very small, the second root appears (Pl. XIV, Fig. 121, R^2). The initial cell, like that of the later roots, arises from an endodermal cell of the stem bundle. The initial cell is cut out by intersecting walls and soon begins to divide, and later the young root breaks through the overlying tissues at te base of the leaf.

As we have already seen the first leaf, at least in *G. dichotoma* and *G. pectinata*, shows something of the protracted apical growth of the later leaves. The apex of the young cotyledon is bent over, and the appearance of the cells is shown in

Fig. 125 (Pl. XIV). The venation of the lateral lobes of the leaves is dichotomous. The epidermal cells show the usual sinuous outlines, but there is a marked difference between the upper and the lower epidermis. The cells in the former case contain little or no chlorophyll and no stomata are developed. Upon the lower surface there are numerous chloroplasts in the cells and stomata are present. The latter are formed directly and there is not the cutting off of a subtending cell as is very common in many ferns. The mesophyll consists of about two layers of cells with large lacunae between them.

The epidermal cells above the midrib are somewhat thickened. The vascular bundle of the midrib shows a compact mass of tracheary tissue which lies near the upper side of the bundle, so that the bundle approaches the collateral type. Whether any phloem is developed on the upper side of the bundle is not certain. In the smaller veins the collateral nature of the bundle is pronounced as it usually is in the smaller veins of other fern-leaves. New leaves are formed in rapid succession gradually approaching the type of the perfect leaves. In *G. pectinata* sporangia were noticed upon very small leaves, probably the fourth leaf that was developed upon the young sporophyte (Pl. X, Fig. 62).

The structure of the bundles in the mature rhizome and petiole of *Gleichenia* has been recently studied by Boodle (On the anatomy of Gleicheniaceae, Ann. of Bot., X, Dec. 1901), and the anatomy of the young sporophyte agrees in the main with the older plant. In *G. pectinata*, according to Boodle, the older rhizome is „solenostelic", i. e. the vascular cylinder is hollow with an outer and inner endodermis and phloem. In the young sporophyte the stele is solid as it is in *G. dichotoma*. Fig. 131 (Pl. XIV) shows a transverse section of the first internode of a young sporophyte in which the cotyledon is already developed but the second leaf is still very small. The cortex consists of about six layers of cells of which the innermost forms the not very clearly defined endodermis. Within the latter is the pericycle which is imperfectly two-layered and within this is a layer of

small phloem-elements. The centre of the bundle is occupied by the xylem, composed of irregular groups of tracheids mingled with parenchyma. In a section of the young sporophyte of *G. dichotoma* a single, very large tracheid was seen in the centre of the bundle and was apparently the first tracheid to develop, but whether this is always the case we can not now say with certainty. The tracheids are all marked with reticulations approaching the scalariform type of the larger ones.

The petiole of the cotyledon (Pl. XIV, Fig. 131, cot.) has much the same structure as the stem. The bundle is also concentric, but the xylem lies near the inner side of the bundle.

The young roots, like the primary root, show a conspicuous tetrahedral cell (Pl. XIV, Figs. 129, 130) and seem to agree in all respects with those of the typical ferns. Sometimes periclinal divisions may occur in the cells of the root-cap, but this seems to be exceptional. The vascular cylinder is diarch in all the early roots. According to Boodle (loc. cit., p. 731) it is usually tetrarch in the roots of the adult sporophyte, but the rootlets are diarch or triarch.

In the older stem the endodermis is rather more evident and the tracheary elements are more numerous and larger. The outer layer of the phloem is made up of small elements of protophloem which stain strongly and are very conspicuous.

All the leaves except the cotyledon show a marked development of sclerenchyma in the cortical part of the petiole. Between the epidermis and the endodermis all of the cells have very thick walls staining strongly with safranin. In the later leaves the structure of the bundle is much like that of the cotyledon, but the parts are better developed. Both the pericycle and phloem are more strongly developed on the outer side.

Summary.

1. The prothallium of *Kaulfussia* is larger than that of the other Marattiaceae, but closely resembles it in structure. An endophytic fungus is always present.

2. The antheridia are restricted to the lower surface of the midrib, and are formed before the archegonia develop; they are much larger than those of other Marattiaceae, and in this respect, as well as in the larger spermatozoids, resemble *Ophioglossum*.
3. The archegonium resembles closely that of the other Marattiaceae, but is larger.
4. The development of the embryo is similar to that of the other Marattiaceae. Probably all of the organs, except the foot, are of epibasal origin. As in the other Marattiaceae the cotyledon emerges from the upper surface of the prothallium.
5. Both stem and root show a single initial cell, but it is not tetrahedral in form and resembles more that of *Marattia*.
6. The cotyledon in form and venation is very much like that of *Ophioglossum*.
7. The prothallium of the different species of *Gleichenia* agree in the possession of a massive midrib. Most of the species show a more or less marked development of leaf-like lobes, this being especially conspicuous in *G. laevigata*. An endophytic fungus is always present.
8. Large prothallia with apparently functional archegonia, are of common occurence.
9. Antheridia are usually developed first, but continue to form after the archegonia are mature. In all the species examined, except *G. laevigata*, these were confined to the ventral surface of the prothallium; in *G. laevigata* they occur upon both sides.
10. The antheridia are much larger and more complicated than in the species examined by Rauwenhoff. The wall-cells are much more numerous and several hundred spermatocytes may be formed. An opercular cell is probably always present. The largest antheridia are found in *G. laevigata*, the smallest in *G. polypodioides*. Imperfect antheridia are not infrequent in *G. laevigata*.
11. The archegonia are often found in great numbers. They

may occur upon the ventral surface of the midrib, but are more numerous upon the flanks of the midrib. The neck may be straight or curved forward.

12. The neck is very long; the neck-canal-cell, except in *G. polypodioides*, commonly divides into two cells. The basal cell is conspicuous.
13. The embryo, so far as could be ascertained, closely resembles in its early divisions that of the Polypodiaceae.
14. Cotyledon, stem and root show distinct single initial-cells; the apical cell of the leaf is two-sided; that of the stem and root, tetrahedral.
15. The cotyledon in *G. pectinata*, *G. dichotoma* and *G. laevigata* shows a prolonged apical growth like that found in the adult leaves of the young sporophyte. Stomata occur only upon the lower side.
16. The vascular bundle of the stem of the young sporophyte in *G. dichotoma* and *G. pectinata* is a solid cylinder „protostyle".
17. The early roots are diarch.

EXPLANATION OF FIGURES.

PLATE VII.

All figures refer to *Kaulfussia aesculifolia* Bl.

Fig. 1. Young prothallium with antheridia, ♂, seen from below, 25×.

Fig. 2. Apex of the same prothallium, 25×.

Fig. 3. An older prothallium with archegonia, ♀, seen from below, 5×.

Fig. 4. Horizontal section of the prothallium-apex, 275×, *x* apical cell.

Fig. 5. Lower surface of a prothallium with a young embryo, *em*, 2×.

Fig. 6. Prothallium with young sporophyte, 2×; *cot.* cotyledon; *r.* the primary root.

Fig. 7. Upper (*a*) and lower (*b*) side of a very large prothallium, (*pr*) with the young sporophyte attached; natural size.

Fig. 8. A rhizoid showing its apparent multicellular structure, 65×; *n*, nucleus.

Fig. 9. Apex of a rhizoid, showing branching, 275×.

Fig. 10. Cells of the prothallium showing the endophytic fungus; *v*, vesicular enlargements of the hyphae; 275×.

Fig. 11. Section of the apex of a young prothallium, showing one of the initial cells, *x*, and two antheridia, 110×.

Figs. 12—16. Development of the antheridium seen in longitudinal section, 275×; *o*, the opercular cell; *m*, mantle cells.

Fig. 17. Two transverse sections of a young antheridium, 275×.

Fig. 18. Upper surface of an empty antheridium, 275×.

PLATE VIII.

All figures refer to *Kaulfussia.*

Figs. 19—22. Development of the spermatozoid, 950×; *b*, the blepharoplast.

Figs. 23—29. Development of the archegonium seen in longitudinal section, 275×; *b*, basal cell; *o*, egg; *v. c.*, ventral canal-cell; *n. c.*, neck-canal-cell.

Fig. 30. Nearly medium longitudinal section of a young embryo, 275×; *b*, basal wall; *st*, stem-apex (?).

Fig. 31. Three nearly horizontal sections of young embryo; II—II, quadrant-wall, 275×.

Fig. 32. Medium section of the apex of the first root, showing the single apical cell, 275×.

Fig. 33. Cross-section of the apex of the primary root, showing the single apical cell, 275×.

Fig. 34. Cross-section of the vascular bundle of the first root, 110×; *en*, endodermis; *x*, xylem; *ph*, phloem.

Fig. 35. Cotyledon, 2×.

Fig. 36. Sporophyte with three leaves, attached to the prothallium, *pr.* 2×.

Fig. 37. A later leaf, showing the venation and the stipules, *st*; natural size.

PLATE IX.

Fig. 38. Young prothallium of *Gleichenia polypodioides* Sm., seen from below, 22×; ♂, antheridia; ♀, archegonia.

Fig. 39. Lower surface of young prothallium of *G. dichotoma* Willd. 22×.

Fig. 40. Lower surface of young prothallium of *G. pectinata*, Presl., 22×.

Figs. 41—42. Two larger prothallia of *G. polypodioides*, 5×; Fig. 42 is seen from below and shows an embryo, *em.*

Fig. 43. An older prothallium of *G. pectinata*, upper surface, 4×.

Figs. 44—45. Two prothallia of *G. pectinata*, seen from below, 4×; Fig. 45 shows two groups of archegonia, probably resulting from a dichotomy of the growing point.

Fig. 46. Prothallium of *G. laevigata* Hook. 3×.

Figs. 47—49. Three large prothallia of *G. dichotoma*, 5×; Fig. 48 is seen from below and shows the position of the numerous archegonia, ♀.

Fig. 50. Prothallium and young sporophyte of *G. pectinata*, 4×.

Figs. 51—52. Prothallia with young sporophytes, *sp*, of *G. dichotoma*, 5×.

Fig. 53. Prothallium and young sporophyte of *G. laevigata*, 5×.

PLATE X.

Fig. 54. Prothallium of *G. dichotoma*, with the young sporophyte; *a*, from above; *b*, from below, 5×.

Fig. 55. Prothallium of the same species with somewhat older sporophyte, 5×.

Figs. 56—58. Young sporophytes of *G. dichotoma* still attached to the prothallium, showing the development of the cotyledon, 5×.

Fig. 59. Transverse section of the prothallium of *G. laevigata*, showing the position of the antheridia, ♂, and archegonia, ♀, 25×.

Fig. 60. Horizontal section of the prothallium-apex in *G. laevigata*, 275×; *x*, apical cell.

Fig. 61. Another section of the same apex, showing the youngest "leaf", *L*; 275×.

Fig. 62. Young sporophyte of *G. pectinata* with four leaves, 2×; the fourth leaf already bears perfect sporangia, *sp.*

Fig. 63. Cell from the prothallium of *G. pectinata*, showing the endophytic fungus, 480×; *n*, nucleus of the prothallium cell; *m*, degenerating chromatophores (?).

Figs. 64—69. Development of the antheridium of *G. pectinata*, seen in longitudinal section; 1 and 3 in Figs. 68 and 69 are the outer sections; 2, the median section; Figs. 64—66 and 68, 480×; Figs. 67, 69, 275×.

PLATE XI.

Fig. 70. Two transverse sections of a young antheridium of *G. pectinata*, 480×.

Fig. 71. Three transverse sections of a young antheridium of *G. pectinata*, 275×; 1, apical section; 2, nearly median section; 3, basal section.

Fig. 72. Nearly median longitudinal section of a full-grown antheridium of *G. pectinata*, 275×.

Fig. 73. Transverse section of a similar antheridium.

Fig. 74. Two apical views of antheridia of *G. pectinata*, showing the opercular-cell, *o*, 275×.

Fig. 75. Fully developed sperm-cells of *G. pectinata*, 950×.

Fig. 76. Transverse section of very young antheridium of *G. polypodioides*, 650×.

Fig. 77. Two transverse sections of an older antheridium of the same species, 480×.

Fig. 78. 1, median; 2, outer section of a nearly ripe antheridium of *G. polypodioides*, 275×.

Fig. 79. Three sections of a recently opened antheridium of the same species; in 3 is shown the destroyed opercular cell, *o*; 275×.

Fig. 80. Ripe sperm-cell of *G. polypodioides*, 950 ×.

Fig. 81. Apical view of the antheridium of *G. polypodioides*, 275 ×.

Fig. 82. Longitudinal section of young antheridium of *G. dichotoma*, 275 ×.

Fig. 83. Similar section of a nearly ripe antheridium, 275 ×.

Fig. 84. Transverse section of ripe antheridium of *G. dichotoma*, 275 ×.

Fig. 85. Apical view of young antheridium of the same, 275 ×.

Figs. 86—87. Surface views of old antheridia of *G. dichotoma*, 275 ×.

Fig. 88. Two sections of small, ripe antheridium of the same, showing the dehiscence, x275.

Fig. 89. Longitudinal section of a full-grown antheridium of *G. laevigata*, 275 ×.

Fig. 90. Three sections of a small, but nearly mature, antheridium of the same species, 275 ×.

PLATE XII.

Fig. 91. Two sections of a full-grown antheridium of *G. laevigata*; *b* shows part of the surface-cells; 275 ×.

Figs. 92—93. Sections of large antheridia of *G. laevigata* showing rudimentary antheridia, an^2; *o*, the opercular cell.

Fig. 94. Longitudinal section of prothallium-apex of *G. pectinata*, showing a young archegonium, 275 ×.

Fig. 95. Horizontal section of the prothallium-apex of the same species, showing the position of the archegonia, ♀, 275 ×.

Figs. 96—100. Successive stages in the development of the archegonium of *G. pectinata*; longitudinal sections; 480 ×; *b*, basal cell; *o*, egg; *v. c.*, ventral canal-cell; *n. c.*, neck-canal-cell; 480 ×.

Fig. 101. An archegonium of *G. pectinata* in which no division wall was present in the neck canal cell; 275 ×.

Fig. 102. Longitudinal section of the prothallium-apex of *G. pectinata*, showing a mature archegonium; the two neck-canal-cells are conspicuous; 275 ×.

Fig. 103. An open archegonium of the same species that has just been fertilized, 275 ×; several spermatozoids, *sp.*, are visible above the egg, and one has penetrated the egg nucleus.

PLATE XIII.

Fig. 104. Two young archegonia of *G. dichotoma*, 480 ×.

Fig. 105. Section of a young archegonium of the same species in which the primary neck-canal-cell has been cut off; 275 ×.

Fig. 106. Longitudinal section of a mature archegonium of *G. dichotoma*, 275 ×; a very young one, ♀, lies close to it.

Fig. 107. Prothallium-apex and young chegonium of *G. polypodioides*, 275 ×; *h*, glandular hair.

Fig. 108. Section of a mature archegonium of *G. polypodioides*, 275 ×.

Fig. 109. Young archegonium of *G. laevigata*, 275 ×.

Fig. 110. Mature archegonium of *G. laevigata*, 275 ×.

Fig. 111. Horizontal section of the prothallium of *G. pectinata*, transversing an archegonium containing a young embryo, 275 ×.

Fig. 112. Three sections of the embryo shown in Fig. 111; *a*, is the section nearest the archegonium neck; the others are near the median plane of the embryo; *r*, root initial; *L*, cotyledon; *st*, stem; *F*, foot; 275 ×.

Figs. 113—114. Two nearly vertical sections of a very young (probably four-celled) embryo of *G. dichotoma*; 275 ×.

Fig. 115. Two transverse sections of a somewhat older embryo of the same species; the median portion of this embryo had been injured in some way and no satisfactory sections could be made.

Figs. 116—118. Three longitudinal sections of an older embryo of *G. dichotoma*; 275 ×; lettering as in Fig. 112.

PLATE XIV.

Fig. 119. Stem-apex of young sporophyte of *G. dichotoma*, showing the apical-cell, *x*, the primary tracheary tissue, *tr.*, and the second leaf, L^2; 275 ×.

Figs. 120—121. Two longitudinal sections of a young sporophyte of *G. dichotoma*, 65 ×; *pr.* the prothallium; *F*, foot; *st.* stem-apex; *cot*, cotyledon; L^2, second leaf; r^2, second root.

Fig. 122. Second leaf and root of the same, 275 ×.

Figs. 123—124. Two sections of the lamina of the cotyledon of the same; 275 ×; *x*, apex of the cotyledon.

Fig. 125. Transverse section of the apex of an older cotyledon of *G. dichotoma*; 275 ×.

Fig. 126. Stem-apex of young sporophyte of *G. pectinata*, showing the apical cell and first tracheids, *tr*; 275 ×.

Fig. 127. Longitudinal section of the young cotyledon of the same; 275 ×.

Fig. 128. Cross-section of stem-apex of young sporophyte of *G. pectinata*, 275 ×.

Fig. 129. Longitudinal section of the apex of a root from the young sporophyte of *G. pectinata*; 275 ×.

Fig. 130. Transverse section of the apex of a similar root.

Fig. 131. Transverse section of the first stem-internode and petiole of the cotyledon of *G. pectinata*; 110 ×.

Fig. 132. Stem-bundle of the same; 275 ×.

Fig. 133. Petiole-bundle, of the same; 275 ×.

Fig. 134. Cross-section of a root; 110 ×.

Fig. 135. Vascular bundle of the same; 275 ×.

BEITRÄGE ZUR ÖKOLOGIE UND MORPHOLOGIE

VON

POLYPODIUM PTEROPUS BL.

VON

A. ERNST,
Zürich.

(Mit 3 Tafeln).

Unter den Pflanzengesellschaften ist diejenige der *Wasserpflanzen* wie wenige andere dadurch charakterisiert, dass die besonderen Bedingungen des Standortes sowohl im äusseren Bau wie in der inneren Struktur ihrer Komponenten scharf und nach einheitlichen Gesichtspunkten zum Ausdruck gebracht werden. Die zu den Wasserpflanzen gehörenden Embryophyten sind wohl ausnahmslos von früheren Landformen abzuleiten. Beim Übergang zur aquatischen Lebensweise haben sie sich dem neuen Medium und seinen besonderen Bedingungen nicht in gleicher Art angepasst. Von den *submersen* Wasserpflanzen gelangen einzelne mit allen Teilen unter Wasser zur Ausbildung, bei anderen erheben sich die Blätter bis zur Wasseroberfläche, auf welcher die Blattspreiten schwimmen, oder es ragen einzelne Teile, im besonderen die reproduktiven Sprosse, aus dem Wasser in die Luft empor Die *Schwimmpflanzen* entwickeln nur einzelne Organe im Wasser, der grössere Teil ihres Vegetationskörpers schwimmt auf der Wasseroberfläche oder erhebt sich über dieselbe in die Luft. Die Vertreter der dritten Gruppe von Wasserpflanzen, die *amphibischen* Pflanzen, sind im Stande, nicht nur völlig oder teilweise untergetaucht im Wasser, sondern auch auf feuchtem oder schlammigem Substrat oder selbst auf trockenem Boden zu gedeihen. Ausser Vertretern der drei

genannten Gruppen von Wasserpflanzen findet man als Wasserbewohner gelegentlich auch *typische Landpflanzen*, die sich vollständig oder nur mit einzelnen Organen unter Wasser ausbilden. Die meisten Landpflanzen sind aber nicht in dem Masse variationsfähig, dass sie zu dauernder Ansiedelung im Wasser befähigt wären.

In *systematischer* Hinsicht setzt sich die Formation der Wasserpflanzen aus Angiospermen, Gefässkryptogamen, Leber- und Laubmoosen zusammen. Die höheren Kryptogamen treten allerdings sowohl nach der Zahl der Arten wie nach der Häufigkeit des Vorkommens hinter den angiospermen Wasserpflanzen zurück. Unter den *wasserbewohnenden Pteridophyten* finden sich typische Schwimmpflanzen, (*Salvinia*- und *Azolla*arten), submers wurzelnde, (*Marsilia*- und *Isoëtes*arten), die sich entweder vollständig submers entwickeln oder Schwimmblätter ausbilden (*Marsilia*) und auch als Sumpfpflanzen unter Entfaltung der Blätter in der Luft zu gedeihen vermögen. Ausser diesen typischen „Wasserfarnen" gibt es namentlich in tropischen Gebieten zahlreiche feuchtigkeitsliebende Farne, welche im immerfeuchten Walde, an den Ufern von Bächen und Flüssen, in Sümpfen gedeihen und in Bau und Struktur ähnliche Anpassungen an den Wasserreichtum der Umgebung erkennen lassen wie die eigentlichen Wasserpflanzen. Die Gesamtzahl der stark hygrophilen, im besonderen der im Wasser untergetaucht lebenden Farne ist aber im Vergleich zu derjenigen aquatischer Blütenpflanzen gering. Da zudem der Einfluss aquatischer Lebensweise auf die Pflanzengestalt vorwiegend an Phanerogamen festgestellt worden ist, erscheint es wohlberechtigt, *Oekologie* und *Morphologie* eines Farnkrautes zu besprechen, das als Bewohner feuchter Standorte schon längst bekannt, nunmehr auch völlig submers angetroffen worden ist, und zu untersuchen, in welchem Grade sich äussere Gestalt und innerer Bau dieses Farns, eines Vertreters der artenreichen Gattung *Polypodium*, unter dem Einflusse aquatischer Lebensweise verändern.

Ich fand dieses Farnkraut (*Polypodium pteropus* Bl.) im März 1906 auf *Lombok*, einer der kleinen Sundainseln, im Tempel des

Lustgartens der früheren Sultane zu *Lingsar*. Hier findet sich im unteren Teil eines geräumigen, in Terrassen ansteigenden Tempelhofes hinter zwei hohen Ringmauern mit verschlossenen Türen ein rechteckiges, ausgemauertes Wasserbassin mit 2 m und 3 m Seitenlänge. Der kleine Teich beherbergt in seinem klaren Wasser, das durch eine Röhrenanlage vom Boden her zugeleitet wird und unter dem oberen Rande abfliesst, den „heiligen Fisch," einen riesigen Wels (Silurus), nebst zahlreichen kleineren Fischen. Fast die gesamte Bodenfläche des Teiches war zur Zeit meines Besuches (18. März 1906) mit einem dichten Teppich neben einander aufragender, schmaler Blätter bedeckt. Als ich mit dem Rechenstock einige Exemplare der fremdartigen Wasserpflanze heraufzog, erwies sich dieselbe zu meiner Überraschung als ein *Polypodium* mit kriechendem, reichverzweigtem Rhizom, Büscheln langer Wurzeln und hellgrünen, lanzettförmigen Blättern, an deren Unterseite zahlreiche Sori vorhanden waren. Die ganze Anlage des kleinen Tempelteiches, dessen Abfluss grosse Teiche in den unteren Teilen des umgebenden Lustgartens speist, liess erkennen, dass der Wasserstand desselben stets gleich bleiben muss. Auch die Brahmanen der Insel versicherten, dass der Teich des heiligen Fisches zu *Lingsar*, inmitten eines nur bei wenigen hohen Festen geöffneten Tempels, seit langer Zeit auf gleichem Wasserstand erhalten worden sei.

Das gefundene *Polypodium*, das nur eine Höhe von 1—2 dm erreicht, lebt in diesem Teiche völlig untergetaucht in $1^1/_2$—2 m Tiefe und die kleine, submerse Wiese dichtgedrängter Blätter, das Netzwerk der Rhizome sprechen wohl dafür, dass es diesen Standort, dem andere Wasserpflanzen völlig fehlen, schon seit langem bewohnen muss. Trotz eifrigen Suchens war es mir nicht möglich, in den grossen, an anderen Wasserpflanzen reichen Teichen des Gartens zu Lingsar, noch in den Teichen und Wasserbecken des benachbarten Gartens zu Narmada, dieses *Polypodium* aufzufinden. Ebensowenig fand ich in der näheren und weiteren Umgebung von *Lingsar* und *Narmada* oder anderwärts auf Lombok einen erdbewohnenden oder epiphytischen Farn, der mit dem submersen *Polypodium* von Lingsar irgend welche Ähnlichkeit hätte er-

kennen lassen. Ich hielt dasselbe zunächst für eine neue Art, da es mir nicht gelingen wollte, es nach den Schlüsseln und Angaben der gebräuchlichen Bestimmungsbücher und systematischen Werke mit einer schon beschriebenen Art zu identifizieren. Nachdem ich die in Aussicht genommene morphologische Untersuchung beendigt hatte, schickte ich einige Exemplare der Pflanze an den bewährten Pteridophytenkenner Dr. Christ in Basel, der sie als *Polypodium pteropus Bl.* bestimmte. Auf meine Bitte stellte er mir dann später in liebenswürdiger Weise sein 9 Nummern umfassendes Herbarmaterial dieser Art zur Durchsicht zur Verfügung.

Die Vergleichung dieser von verschiedenen Standorten stammenden Pflanzen unter einander und mit meinem Funde von Lombok schloss sofort jeden Zweifel an der Identität desselben mit *Polypodium pteropus* Bl. aus, zeigte aber auch, dass in der Pflanze von Lingsar eine Wuchsform vorlag, welcher einige der zur Bestimmung notwendigen Merkmale des Arttypus fehlten, und dass die Bestimmung ohne Vergleichsmaterial nicht möglich gewesen wäre. *Polypodium pteropus* Bl. tritt unter verschiedenen äusseren Bedingungen in verschiedenen Wachstumsformen auf, welche allerdings auch durch Zwischenformen miteinander verbunden sind. Die ursprüngliche Artdiagnose bezieht sich auf eine extreme Wachstumsform, die *Landform*, die Pflanzen von Lingsar representieren das andere Extrem, die *submerse Wasserform.*

Polypodium pteropus Bl. *(P. tridactylon* Wall.) ist nach den Angaben der Florenwerke ein an stehenden Gewässern und an Bächen von Vorderindien und Südchina durch die malayische Region bis zu den Philippinen und Japan verbreiteter Erdfarn. Blume [1]) beschrieb denselben zuerst nach Exemplaren aus Java. In den Werken von Hooker [2]) und Beddome [3]) wird sein Vorkommen in Indien (Nepal und Sylhet), auf den

1) Blume L. C., Flora Javae. Bruxellis 1828. Filices. pag. 168. Fab. 76.
2) Hooker W. J., Species filicum. Vol. V. London. 1864. pag. 75.
3) Beddome R. H., Handbook to the Ferns of British India, Ceylon and the Malay Peninsula. Calcutta 1883. pag. 359.

Inseln Samar, Java, Mergui, für Chittagong, Assam, Kasya, Madras und Nilghiri verzeichnet. In Christ's [1]) „Farnkräuter der Erde" wird diese Art für das Gebiet von Vorderindien und Südchina durch die malayische Region zu den Philippinen angegeben; die mir von Dr. Christ aus seinem Herbarium geliehenen Pflanzen stammen aus Ceylon, Sumatra, Java, Annam, Formosa und Japan. Die javanischen Exemplare seiner Sammlung sind überschrieben „*Polypodium pteropus* Bl. Salak 1897. leg. Raciborski". In seiner Bearbeitung der Pteridophyten der Flora von Buitenzorg bezeichnet Raciborski *Polypodium pteropus* Bl. als *Erdfarn des schattigen Waldbodens* und Bewohner der in tiefen und dunkeln Schluchten liegenden Steine. Als Standorte (von der Ebene bis zu 1600 m über Meer) werden angegeben: Salak, Gedeh, G. Rasamalah und die Insel Noesa Kambangan. Von einem dieser Standorte stammt wohl auch die Pflanze, welche in der Farnabteilung des botanischen Gartens zu Buitenzorg zusammen mit anderen Erdfarnen an schattiger Stelle kultiviert wird. Einige Blätter derselben gaben mir, da sie einer typischen *Landform* angehörten, ein willkommenes Vergleichsmaterial mit der Wasserform aus Lingsar. In der nachfolgenden Darstellung des äusseren und inneren Baues von *Polypodium pteropus* Bl. sind auch die getrockneten Pflanzen der Christ'schen Sammlung zur Vergleichung herangezogen worden. Die Untersuchung derselben beschränkte sich, um eine Schädigung der seltenen Pflanzen zu vermeiden, in der Hauptsache auf deren äussere Morphologie.

I. Morphologie der Wachstumsformen von Polypodium pteropus Bl.

Das Rhizom der von mir in Lingsar gesammelten und zum Teil in Spiritus, zum Teil trocken aufbewahrten Pflanzen von *Polypodium pteropus* Bl. ist stark verzweigt und mit den zahlreichen, kurzen, hie und da unregelmässig verdickten Ästen mehr oder weniger in einer Ebene ausgebreitet. An seiner

1) Christ H., Die Farnkräuter der Erde. Jena 1897. pag. 110.

Oberseite nehmen die Blätter in zweireihiger Anordnung ihren Ursprung, seitlich und auf der Unterseite gehen viele, lange und nur wenig verzweigte Adventivwurzeln von demselben ab.

Das *Rhizom* ist zilindrisch, stellenweise etwas bandförmig gegen die Unterlage hin abgeplattet. Der Durchmesser desselben beträgt 4—5 mm. Seiner Epidermis entspringen kleine, hellbraune Spreuschuppen, die namentlich die Spitze des Rhizoms in dicker Schicht umhüllen und auch in grosser Zahl die Insertionsstellen der Blätter umgeben, während andererseits einzelne Partien der Rhizominternodien fast völlig nackt erscheinen.

Die von der Unterseite und den Flanken ausgehenden *Adventivwurzeln* zeichnen sich bei geringem Durchmesser (0,219 mm hinter der Spitze, 0,352 mm an der Basis) durch bedeutende Länge (30 cm und mehr) aus. Sie sind von bräunlicher Färbung und an der gesamten Oberfläche, auch an den ältesten Teilen, von einem hellbraunen Filz dünner Wurzelhaare überdeckt.

Die zweireihig angeordneten *Blätter* sind von einander durch Rhizominternodien von wechselnder Länge (wenige Millimeter bis drei Centimeter) getrennt. Sie sind gestielt; ihre Spreite ist lanzettlich oder langgestreckt zungenförmig. Gegen den Stiel hin verschmälert sich die Spreite stark und begleitet denselben in Form schmaler Flügel über seine halbe Länge oder sogar bis zur Insertionsstelle hinab. Die Länge der Blätter ist verschieden. Die kleineren Blätter (Fig. 1 Taf. XV) sind nur sehr kurz, manchmal fast gar nicht gestielt. Sie haben eine Gesamtlänge von 9—10 cm bei einer grössten Breite von 1—1,5 cm. Diese liegt gewöhnlich im unteren Drittel der Spreite; gegen die Spitze hin verschmälert sich das Blatt rasch und viele Blätter erscheinen scharf zugespitzt. Die grössten Blätter meines Herbarmaterials haben eine Gesamtlänge von 25 cm, von welchen 6 cm auf den Stiel entfallen. Auch an diesen langen Blättern ist die Breite der Spreite gering; sie beträgt höchstens 2,5 cm, also etwa $^1/_{10}$ der Länge. Am Blattstiele sind wieder schmale Flügelfortsätze der Spreitenbasis zu beobachten.

Aus der dünnen Blattspreite tritt das *Adernetz*, namentlich auf der Blattunterseite, stark hervor. Es ist sehr einfach und an

allen Blättern gleichmässig ausgebildet. Von der den Blattstiel fortsetzenden Mittelrippe gehen nach links und rechts, bald in der Stellung alternierend, bald regelmässig gegenständig, die Seitenadern erster Ordnung ab. Sie anastomosieren mit Seitenadern zweiter Ordnung in der Art, dass links und rechts der Mittelrippe je eine Reihe scharf umgrenzter fünf- oder sechs eckiger Maschen entsteht (Fig. 11 Taf. XVI), die sich von der Basis bis zur Spitze der Spreite hinzieht. Von den diese Maschen einschliessenden Seitenadern gehen feinere Auszweigungen höherer Ordnung, teilweise wieder anastomosierend, teilweise frei endigend, in die Maschenfelder hinein. Die von der Aussenseite der grossen Maschen gegen den Blattrand abgehenden Seitennerven anastomosieren wiederum unter Bildung einer Reihe kleinerer, ungleich grosser Maschen, in denen hie und da andere feine Auszweigungen frei endigen [1]).

Auf dem Blattstiel, der Mittelrippe und den stark entwickelten Seitenadern erster und zweiter Ordnung sitzen *Spreuschuppen*, die namentlich auf der Unterseite des Blattes in grösserer Zahl und guter Ausbildung vorkommen.

Sterile und *fertile* Blätter sind von gleicher Grösse und zeigen völlig übereinstimmende Form und Aderung der Spreite. Die hellbraunen Sori (Fig. 1 Taf. XV) sind nicht an allen Blättern gleich zahlreich und gleich angeordnet. An kleinen Blättern findet sich in jeder Masche seitlich der Mittelrippe, namentlich gegen Blattbasis und Blattspitze hin, je ein einziger grosser Sorus. In den grossen Maschen des breitesten Blatteiles sind deren etwa zwei. Im allgemeinen aber sind an den kleinen Blättern die Sori mehr oder weniger in zwei der Blattmittelrippe parallelen Reihen angeordnet. In den Maschen grosser Blätter beträgt die Anzahl der Sori 1—6. Sie sitzen stets auf den Anastomosen, dagegen nicht auf den Endigungen der die Maschen durchziehenden feinen Nervenauszweigungen. Da die Ausbildung von Sporangien vielfach nicht nur von den Nerven,

1) s. a.: Mettenius G., Ueber einige Farngattungen. I. Polypodium. Abhandl. d. Senckenbergischen Naturforsch. Gesellschaft, II. Bd. Frankfurt a/M. 1856—58. pag. 104 und Taf. I. Fig. 36 und 37.

sondern auch vom benachbarten Parenchymgewebe aus erfolgt, so vereinigen sich gelegentlich kleinere Sori über benachbarten Aderanastomosen zu grossen, unregelmässig umschriebenen. Grösse und Verteilung der Sori können daher in demselben Maschenfelde sehr ungleich sein. Den Hauptnerven wie den kleinen randständigen Maschenfeldern fehlen auch an grossen Blättern die Sori stets. An den im März 1906 zu *Lingsar* gesammelten Pflanzen ist etwa die Hälfte aller Blätter fertil, die andere steril.

Die vorstehende Beschreibung des in Lingsar gesammelten submersen Farns weicht in verschiedenen, bei der Bestimmung in Betracht kommenden Merkmalen wesentlich von den in den Florenwerken und Bestimmungsbüchern für *Polypodium pteropus* Bl. gegebenen Diagnosen ab. In der Bearbeitung der Polypodiaceen in „*Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien*" [1]) wird diese Art z. B. folgendermassen charakterisiert: „Rhizom weitkriechend. Blätter seltener einfach, länglich-lanzettlich, lappig-fiederspaltig, am häufigsten dreilappig mit langem Endsegment, das am Grunde jederseits mit 1—2 entsprechenden, doch kürzeren Seitenlappen versehen ist. Stiel 0,1—0,15 m lang. Spreite 0,1—0,2 m lang, bis 5 cm breit. Textur dünn, Farbe dunkel. Erdfarn. An stehenden Gewässern und Bächen im indomalesischen Gebiete verbreitet." In der Übersicht der Sektionen und Gruppen der Gattung *Polypodium* ist *P. pteropus* Bl. in der *Sektion V. Pleopeltis* zu suchen, die umschrieben wird: „Seitenadern I und II reich verzweigt, ein dichtes, unregelmässiges Maschenwerk bildend. Maschen oft nach verschiedenen Richtungen gewandte, blinde Äderchen enthaltend. Rhizom *nicht* mit runden Schildschuppen besetzt". Die Gruppen dieser Sektion werden nach der Gestalt der Blätter (Blätter ungeteilt, dreilappig, fiederspaltig, gefiedert) als *Integrifoliae*, *Lobatae*, *Pinnatifidae* und *Pinnatae* bezeichnet. *Polypodium pteropus* Bl. ist unter den *P. Pinnatifidae* zu suchen. Auch nach anderen Bestimmungswerken ist es nicht viel leichter, bei der Bestimmung der in Figur 1 Tafel XV dargestellten Pflanze auf *Polypodium pteropus* zu kommen und sie mit dieser Art zu identifizieren. Mehrere erfahrene

1) Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, I. Teil, 4. Abteilg. pag. 318.

Floristen, denen ich die Pflanze zur Bestimmung vorlegte, gelangten ohne Vergleichsmaterial ebenfalls nicht zum Ziel und schlugen vor, dieselbe als neue Art zu beschreiben. Vor kurzem ist auch in Buitenzorg, wie man mir mitteilt, ein von der Insel Bangka stammendes, mit dem von mir in Lombok gesammelten völlig übereinstimmendes *Polypodium* als *neue Art* beschrieben worden. Eine sehr ähnliche Form findet sich ferner in einer Nummer des Christ'schen Herbars aus Sumatra vor. Die Etiquette trägt die Angabe: „Polypodium sp. nov. pteropo d. Bl. proxim" und darunter dann „Polypodium pteropus Bl. v. minor Bedd." Von allen drei Orten liegt eben, wie im folgenden noch näher ausgeführt werden soll, die stark abweichende *Wasserform* vor, während die Diagnosen die *Landform* charakterisieren.

Die Landform selbst ist unschwer zu bestimmen. So sind z. B. die fünf Blätter von *P. pteropus* Bl., die ich dem botanischen Garten zu *Buitenzorg* entnommen habe, wie die Diagnose verlangt, wirklich lappig-fiederspaltig. Drei derselben sind dreilappig, mit langem Endsegment und 2 kleineren oberhalb der Spreitenbasis abgehenden, lappigen Fiedern. Das vierte Blatt zeigt nur einen seitlichen Lappen, das fünfte dagegen ausser den zwei gleich stark entwickelten und gegenständig inserierten Fiedern noch einen weiteren lappenartigen, seitlichen Fortsatz. Auch die Dimensionen dieser Blätter stimmen gut mit denjenigen der Diagnosen überein. Der Blattstiel ist 10—12 cm lang und schwach geflügelt; die Länge der Spreite beträgt 20—25 cm und ihre Breite bis 3, 6 cm. Die *Nervatur* der seitlichen Lappen dieser Blätter wie ihres grossen Endsegmentes stimmt völlig mit derjenigen der einfach lanzettlichen Wasserblätter überein. Sie tritt auf der Unterseite der Blätter ebenfalls stärker hervor als auf deren Oberseite. Die Sori sitzen wieder auf den Nervenanastomosen innerhalb der grossen Hauptmaschen zu Seiten der Mittelrippe und fehlen ausserhalb dieser Felder vollständig. Ihre Anzahl beträgt in den grössten Maschenfeldern des breiten Endsegmentes 6—10, in denjenigen der schmäleren seitlichen Fiederlappen 1—4.

Grosse Übereinstimmung in Blattgrösse und Blattform zeigt mit dieser im Garten gehaltenen Pflanze diejenige Nummer des

Christ'schen Herbars, welche von dem Buitenzorg nächst gelegenen bewaldeten Berge, dem Salak, stammt und mit „*Polypodium pteropus* Bl. Salak 1897 leg. Raciborski" bezeichnet ist. Das grösste Blatt des fünfblätterigen Stockes dieser Nummer ist 35 cm lang. Von den 5 Blättern sind 4 typisch dreiteilig, das fünfte zeigt über dem einen Fiederpaare am Grunde des langen Endsegmentes noch einen weiteren kurzen Seitenlappen. Die breitesten Partien des Mittellappens haben einen Durchmesser von 2,1—2,2 cm. Der Blattstiel misst von der Insertionsstelle bis zum Ansatz des Fiederpaares an der Mittelrippe 14—17 cm und ist auf einem Drittel bis zur Hälfte seiner Länge schwach geflügelt. Rhizom, Blattstiele und Blattadern, diese letzteren namentlich auf der Unterseite, sind mit zahlreichen Spreuschuppen bedeckt. Diese sind ca 3 mm lang und erreichen mit 0,5—0,75 mm an ihrer Basis die grösste Breite. Besonders auffallend ist der Reichtum an Spreuschuppen am jüngsten, noch eingerollten Blatte, das von den langen braunen Schuppen völlig eingehüllt ist, während an dem etwa gleichalterigen Blatte der in Figur 1 dargestellten submersen Pflanze von Lingsar nur vereinzelte kleine Schuppen zu finden sind. Auch bei einer weiteren Nummer mit in Ceylon gesammelten Pflanzen (G. Wall. 1887) sind Dimensionen und Form der Blätter ähnlich wie bei den javanischen Pflanzen. Die Länge der Blätter beträgt 30 cm, von denen 14 auf die Blattspreite entfallen, deren grösste Breite 3,2 cm beträgt. Dass *Polypodium pteropus* aber auch bedeutendere Dimensionen annehmen kann, zeigt die mit „*Plantae Japonicae. P. pteropus* Bl. *hab. Insula Oshima, in petrosis rivulorum. leg. U. Faurie 1900*" etiquettierte Nummer des Christ'schen Herbars. Die Blätter dieser Pflanzen haben Längen bis zu 60 cm. Das Mittelstück des grössten Blattes hat eine maximale Breite von 4,8 cm. Es zeigt an seiner Basis 2 vollständig ausgebildete Paare gegenständiger Fiederblätter. An den kürzeren Blättern derselben Pflanze sind die Blattstiele auffallend stark geflügelt. Sie werden jederseits bis zur Insertionsstelle von einem 3—4 mm breiten Laminarstreifen begleitet. Wie wechselnd die Blattform von *Polypodium pteropus* sein kann, zeigt auch die mit „*Herb. Hort.*

Bot. Calcuttensis. Flora of Khasia and Jynteah Hills N° 50. Coll. Gee. Gallatly 1878" überschriebene Herbarnummer. Ein Blatt derselben zeigt wiederum zwei Fiederpaare, die in der Art gleichartig entwickelt und nahe zusammengerückt sind, dass sie mit dem nur wenig stärker entwickelten Endsegment des Blattes wie von einer gemeinschaftlichen Insertionsstelle ausgehen und das Blatt handförmig geteilt erscheint.

Während an den eben beschriebenen Exsiccatennummern die Blätter fast ausnahmslos durch ihre bedeutenderen Dimensionen und die Ausbildung von Fiedern oder seitlichen Lappen an der Basis der Spreite auffallen, stimmt die Blattgestalt einer letzten Nummer der mir von Dr. Christ zur Einsicht übermittelten Pflanzen vollständig mit derjenigen der von mir in Lingsar gesammelten Pflanzen überein. Sie ist überschrieben „*P. pteropus* Bl. *var. minor Bedd. leg. Schneider 1897, Flussufer, Sumatra (N° 16)*" und enthält eine grössere Anzahl von Pflanzen. Die Blätter derselben erreichen eine Länge zwischen 7 und 24 cm und eine grösste Breite von 1,2—2 cm. Sie sind ohne Ausnahme einfach lanzettförmig und ihre Spreite ist nach unten allmählig in den geflügelten Blattstiel verschmälert. Blattstiele und Rhizome sind dichter als an den Pflanzen von Lingsar mit Spreuschuppen überkleidet. Die Blattspreiten sind auffallend dünn, im getrockneten Zustande stark durchscheinend. Die meisten fertilen Blätter weisen 1 oder 2 Sori in jeder der die Mittelrippe links und rechts begleitenden grossen Maschen auf. Rhizom und Wurzeln dieser Pflanzen sind teilweise durch Erdteilchen mit einander verklebt; sie sind offenbar im Schlamme zur Entwicklung gelangt. Die Wurzeln sind von beträchtlicher Länge und wie bei der eingangs dieses Kapitels beschriebenen Pflanze an ihrer ganzen Oberfläche mit Wurzelhaaren bedeckt.

Polypodium pteropus Bl. ist nach den Standortsangaben der beschriebenen Herbarnummern wie der Literatur [1]) ein ausgesprochen hygrophiler Farn. Er vermag allerdings unter sehr verschiedenartigen Bedingungen, als Erdfarn des schattigen Waldbodens, auf Steinen in der Tiefe von Schluchten, an Ufern

1) Hooker J. W., Species Filicum Vol. V. London 1864. pag. 75 Anmerkung.

von Bächen und Flüssen, in Sümpfen zu gedeihen. Wie sein Vorkommen im Tempelteiche zu *Lingsar* beweist, kann er auch, ähnlich wie Schenck [1]) es für *Pilularia globulifera* beschreibt, völlig untergetaucht leben. *Polypodium pteropus* Bl. ist also in gewissem Sinne zu den *amphibischen* Pflanzen zu rechnen. Er hat mit diesen ein ausserordentliches Variationsvermögen gemein und die verschiedene Gestaltung, im besonderen der Blätter, steht offenbar mit den jeweiligen Standortsbedingungen in Zusammenhang. Nach der Blattgestaltung sind zwei Hauptformen zu unterscheiden, von denen die eine grosse, einfach gefiederte oder gelappte Blätter, die andere kleine, ungeteilte Blätter aufweist. Da die erstere, wie das Vorkommen im botanischen Garten zu Buitenzorg zeigt, auf blosser Erde gedeiht, in gleicher Gestalt auch auf den Steinen und zwischen denselben in Schluchten und Bächen vorkommt, entspricht sie wohl der *Landform*, die andere mit den einfachen Blättern und durchscheinender Spreite der *Wasserform* der amphibischen Pflanze. *Beddome* hat die kleinblätterige Form des *Polypodium pteropus* Bl. als *var. minor* bezeichnet. Nun ist allerdings, wie für einzelne phanerogame Wasserpflanzen, auch für *hygrophile Farne*, z. B. das in Britisch-Guyana vorkommende *Aspidium macrophyllum* [2]), bekannt, dass sie in zwei Formen auftreten, die nicht ohne weiteres in einander übergeführt werden können. Es ist also nicht ausgeschlossen, dass sie unter den verschiedenen Existenzbedingungen diesen angepasste Rassen oder Varietäten ausgebildet haben. *Aspidium macrophyllum* tritt in einer Form auf, die dem Leben im Wasser angepasst ist, während die andere als Erdfarn auch ziemlich trockenen Boden im Walde zu besiedeln vermag. Diese beiden Formen unterscheiden sich nicht nur durch verschiedene Blattgestalt, sondern vor allem dadurch, dass die zahlreichen blattbürtigen Adventivpflänzchen, welche die Vermehrung im Wasser übernehmen, der Landform völlig fehlen. Für *Polypodium pteropus* Bl. ist mir ein solches Vorkommen von Varietäten oder Rassen

1) Schenck H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886. pag. 44.
2) Goebel K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil. Marburg 1891. pag. 229.

wenig wahrscheinlich. Wie viele andere Sumpf- und Wasserpflanzen ist auch diese *Polypodium*art in hohem Masse plastisch. Änderungen des umgebenden Mediums veranlassen Änderungen in der äusseren und inneren Gestaltung der Organe. Veränderungen der Blattgestalt, Ausbildung besonders geformter Wasser- und Luftblätter, können bei vielen Wasserpflanzen unter wechselnden Aussenbedingungen jederzeit hervorgerufen werden. Dies ist jedenfalls auch für *Polypodium pteropus* Bl. der Fall, denn unter den Pflanzen des Christ'schen Herbars sind mehrere, *welche auf demselben Rhizom beide Blattformen nebeneinander aufweisen*, und auch die Abbildung in Blumes [1]) *Flora Javae* stellt eine Pflanze mit geteilten und ungeteilten Blättern dar. Den sicheren Nachweis, dass die beiden Blattformen verschiedenen Wachstumsformen — einer Luft- und einer Wasserform — und nicht besonderen Rassen oder Varietäten angehören, vermag nur das Experiment zu erbringen. Dr. Ch. Bernard in *Buitenzorg* hat die Ausführung der notwendigen Versuche mit den aus *Lingsar (Lombok)* stammenden Pflanzen schon vor längerer Zeit begonnen; es wird zudem wahrscheinlich nicht schwer fallen, vom *Salak* oder anderen Standorten in der Umgebung von *Buitenzorg* die *Landform* dieses *Polypodiums* zu erhalten und durch weitere Versuche die andere Frage zu prüfen, ob auch die Umwandlung der typischen Landform in die Wasserform möglich ist.

Wie aus dem folgenden Abschnitt hervorgehen wird, unterscheiden sich die beiden Formen nur ausserordentlich wenig in ihrem inneren Bau. Es spricht dies dafür, dass auch die als Landform entwickelten Pflanzen, ohne Schaden zu leiden, zeitweise völlig unter Wasser gesetzt werden können, was wohl an vielen Standorten, an den Ufern stehender Gewässer, an Bächen u. s. w. nicht all zu selten geschehen wird. Andererseits wissen wir von anderen Wasserpflanzen, im besonderen von noch wurzelbildenden, die in der Natur normal untergetaucht vorkommen, dass sie das Leben an der Luft sehr gut vertragen, wenn sie nur vor Austrocknung geschützt werden. Es ist daher

1) Blume C. L., Flora Javae. Filices pag. 168. Taf. 76.

zu erwarten und durch den Verlauf der bis jetzt von Dr. Bernard angestellten Versuche auch nachgewiesen worden, dass die Wasserform von *Polypodium pteropus* Bl. beim Leben auf dem Lande allmählig in die Landform übergeht. Es sind offenbar alle Pflanzen dieser Art zur amphibischen Lebensweise befähigt und die kleineren und einfacheren Blätter, die bei submersen Pflanzen vorkommen, sind wohl nichts anderes als auf einer früheren Entwicklungsstufe des grösseren und differenzierteren Luftblattes stehen gebliebene Formen. Sie sind wie die Wasserblätter zahlreicher Wasserpflanzen als Hemmungsbildungen zu betrachten, wobei es nicht von vornherein das dichtere Medium an sich sein muss, das die abweichende Form der Blätter bedingt. Bei tiefem Wasser handelt es sich um einen Komplex verschiedener auf die Pflanzen einwirkender Ursachen. Eine für die Pflanzenform besonders wichtige ist die *geminderte Lichtintensität*, und Göbel [1]), Wächter [2]) und Glück [3]) haben u. a. nachgewiesen, dass an *Sagittaria sagittaefolia* die schmalen, bandförmigen Wasserblätter, die als Hemmungsbildungen der pfeilförmigen Luftblätter aufzufassen sind, nicht nur in tiefem Wasser, sondern bei *schwacher Beleuchtung* auch in seichtem Wasser erhalten werden können. Es ist also nicht ausgeschlossen, dass bei *Polypodium pteropus* Bl. die Blätter ausser im tiefen Wasser auch unter anderen Bedingungen, z. B. in beschattetem, seichtem Wasser, in rasch strömendem, seichtem Wasser in Uferhöhlungen etc. die einfachere „Wasserform" annehmen.

II. Anatomie von Polypodium pteropus Bl.

Der Einfluss des umgebenden Mediums äussert sich nicht nur in der äusseren Gestalt, sondern auch in der anatomischen Struktur der Wasserpflanzen. Zahlreiche grössere und kleinere Spezialarbeiten, im besonderen aber zusammenfassende Darstel-

1) Goebel K., Pflanzenbiologische Schilderungen II. Teil. Marburg 1891. pag. 294.
——, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. Flora. 80. Bd. 1895. pag. 110.

2) Wächter W., Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. Flora. 83. Bd. 1897. pag. 367—397.

3) Glück H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. I. Teil, Jena 1905, pag. 225.

lungen, wie diejenigen von Costantin [1]) über die einzelnen Organsysteme, diejenige von Schenck [2]) über die gesamte Struktur der submersen Gewächse, sowie die inhaltsreiche Besprechung der Wasserpflanzen in Göbels [3]) pflanzenbiologischen Schilderungen haben gezeigt, dass der anatomische Bau der Pflanzenorgane noch viel mehr als ihre äussere Gestalt durch die äusseren Einflüsse, i. b. durch das Wasser, verändert wird. Da im Wasser die physiologischen Prozesse sich zum Teil in ganz anderer Art als bei den Luftpflanzen vollziehen müssen, sind besonders weitgehende Umgestaltungen des *anatomischen Baues* bei den *submersen* Pflanzen zu erwarten. Von grösster Wichtigkeit sind die veränderten Verhältnisse in der Art der *Wasserversorgung*, der *Transpiration* und des *Gasaustausches*. Bei submersen Wasserpflanzen, ebenso bei hygrophilen Landpflanzen findet die Wasseraufnahme durch die ganze Körperoberfläche statt. Dem entspricht eine Reduktion der wasseraufnehmenden Organe der Landpflanzen, der Wurzeln, und eine Vereinfachung oder Rückbildung der Wasserleitungsbahnen in den übrigen Organen. Einrichtungen zur Verminderung und Regulierung der Wasserverdunstung sind bei diesen Pflanzen nicht notwendig. Die submersen Organe zeichnen sich also durch eine schwach ausgebildete Cuticula der Oberflächenzellen aus. Die Apparate zur Regulierung der Transpiration, die Spaltöffnungen, sind vielfach funktionslos geworden und bei einigen untergetaucht lebenden Wasserpflanzen völlig verschwunden, da sie auch für die Aufnahme und Abgabe der Gase im Atmungs- und Assimilationsgaswechsel bedeutungslos geworden sind.

Die Aufnahme und Abgabe der Gase erfolgt durch Diffusion, und erfordert daher eine grosse Berührungsfläche mit dem

1) Costantin J., Recherches sur la Structure de la tige des plantes aquatiques. Ann. d. Sc. nat. VI série. Botanique. Tome XIX 1884. pag. 287—331.

——, Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. d. Sc. nat. VII série Botanique. Tome III 1886. pag. 94—162.

2) Schenck H., Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibl. botanica Bd. 1. Cassel 1887.

3) Goebel K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil. Marburg 1891. VI. Wasserpflanzen. pag. 217—386.

Wasser. Mit der Entfaltung einer grossen Oberfläche geht bei den meisten submersen Pflanzen eine Veränderung des Oberflächen*gewebes* einher. Die Epidermiszellen sind von den Zellen des darunterliegenden Gewebes nur wenig verschieden. Sie führen wie diese Chlorophyll, ihre Aussenwände sind dünn und nur schwach cuticularisiert. Durch die Ausbildung grosser Interzellularräume wird im Inneren der Pflanze eine *innere Atmosphäre* geschaffen, an welche fast alle am Stoffwechsel lebhaft beteiligten Zellen angrenzen, so dass ihnen ein rascher Gasaustausch ermöglicht wird. Mit der Aufhebung der Transpiration wie mit der Bildung grosser Lufträume, welche einen „Auftrieb" bewirken, steht auch die *Reduktion des mechanischen Systems* in Beziehung, die zwar nicht bei allen, wohl aber den meisten Wasserpflanzen zu beobachten ist. Das Leben im Wasser bedingt bei der Mehrzahl der Wasserpflanzen ausser der Hemmung einer höheren Differenzierung in der Organbildung auch eine Hemmung der Gewebebildung.

In den drei folgenden Kapiteln soll nun der anatomische Bau von Rhizom, Wurzel und Blatt der *Wasserform* von *Polypodium pteropus* Bl. dargestellt werden. Die Vergleichung mit verschiedenen Landformen wird ergeben, in welcher Art und Weise dieses amphibische Farnkraut der allgemein hygrophilen Lebensweise angepasst ist und welche weiteren Veränderungen speziell durch die submerse Lebensweise hervorgerufen wurden.

1. Anatomischer Bau des Rhizoms.

Das Rhizom der in *Lingsar* gesammelten submersen Form von *Polypodium pteropus* Bl. hat einen Durchmesser von 2—4 mm. Das *Hautgewebe* ist an den jüngeren wie auch an den älteren Teilen desselben in Form einer einschichtigen Epidermis ausgebildet. Auf Querschnitten erscheinen die Epidermiszellen schwach in radialer Richtung gestreckt. Ihre Membran ist ziemlich gleichmässig dick. Die Aussenwand besteht aus verschiedenen Schichten, von denen die äusserste als *Cuticula* ein ununterbrochen über die Zellen sich erstreckendes Häutchen

bildet. Einzelne Epidermiszellen und Gruppen von solchen sind zu *Spreuschuppen* ausgewachsen, welche, dem Rhizom dicht anliegend, ihre Spitze dem Rhizomscheitel zukehren.

An die Epidermis schliesst sich innen ein grosszelliges Parenchymgewebe an, dessen Zellen in den ersten subepidermalen Schichten lückenlos zusammenschliessen. In den folgenden Schichten dieses Rindenparenchyms sind die Zellen abgerundet, so dass zwischen denselben kleinere und grössere Interzellularen liegen. In allen Zellen des Rindengewebes fehlen Stärkekörner oder andere als Reservestoffe oder als Sekrete aufzufassende Stoffe. Es dient dieses Gewebe offenbar in erster Linie als *Durchlüftungsgewebe*, eine stoffspeichernde Funktion kommt ihm, wenigstens zur Zeit als das Material gesammelt wurde, nicht zu. Ebenso fehlt dem Rhizom ein peripherisches mechanisches Gewebe, während ein solches an den Blattstielen und Blattadern in Form eines subepidermalen Mantels aus einigen Schichten dicht zusammenschliessender Zellen mit verdickten Membranen ausgebildet ist.

Anordnung und Ausbildung der *Leitbündel* weichen nur wenig vom Typus des Polypodiaceenrhizoms ab. Auf dem Rhizomquerschnitt (Fig. 6 Taf. XVI) erscheinen sie zu 10—12 in einer dem Rande parallel laufenden Zone angeordnet, deren Abstand vom Rande etwa $^1/_3$ des Radius beträgt. Die meisten Bündel sind dünn und von kreisförmigem oder elliptischem Querschnitt. Am stärksten entwickelt sind die der Unterseite zugekehrten Bündel. Die Anordnung ihrer Gewebeelemente stimmt überein mit derjenigen in den Bündeln der Blattstiele, von denen eines in Figur 7 Tafel XVI dargestellt ist. Die Wände der an das Leitbündel angrenzenden Parenchymzellen schliessen lückenlos zusammen. Ihre Innenwand ist nicht an allen Bündeln in gleicher Weise ausgebildet. Namentlich an den grösseren Bündeln ist sie stark verdickt und von brauner Färbung, bei anderen Bündeln sind diese Membranen weniger verdickt und in der Farbe wenig oder gar nicht von den anderen Membranen verschieden. Die äusserste Zellschicht des leitenden Stranges bildet eine *Endodermis*. Sie setzt sich aus flachen, tangential gestreckten Zellen

zusammen. Es folgt eine Schicht radial gestreckter Zellen, die sich auf der nach aussen gekehrten Seite des Bündels verdoppelt. Diese Schicht, deren Zellen zum Teil Stärke enthalten, zum Teil gelbbraunen Inhalt oder gebräunte Membranen besitzen, umschliesst das kleinzellige Leitparenchym und Leptomgewebe. Im *Hadrom* fallen die weiten Tracheiden auf. Ihre Membranen sind geschichtet und gelb gefärbt. Die Zahl der Tracheiden ist je nach der Grösse der Bündel verschieden. In grösseren Bündeln treten sie gewöhnlich zweireihig, zu 10—15 auf.

Die gebräuchlichen mikrochemischen Reaktionen auf die Bestandteile der Zellmembranen ergeben an Rhizomquerschnitten eine typische Verholzung der Tracheidenmembranen, das Vorhandensein einer Cuticula sowie eine leichte Cuticularisierung der unter der Cuticula liegenden Schichten der Epidermisaussenwand. Die verdickten Membranen der *Schutzscheide* reagieren weder auf Cutinisierungs- noch auf Verholzungsreaktionen, dagegen erfolgt bei der Reaktion mit Sudan-Glyzerin eine leichte Färbung nicht nur der Radialwände, sondern auch der Tangentialwände der anstossenden *Endodermis*. Ebenso ergeben diese bei Einwirkung von Chlorzinkjodlösung oder von Phloroglucin und Salzsäure eine leichte Färbung im Sinne verholzter und cutinisierter Membranen.

Die Untersuchung eines kleinen Rhizomstückes der von Schneider an einem Flussufer Sumatras gesammelten Pflanzen ergab eine ähnliche Anordnung und Ausbildung der Leitbündel wie bei der submersen Pflanze von Lombok. Die Anzahl der Leitbündel betrug auf den Querschnitten acht. Eine Verschiebung der leitbündelführenden Zone nach innen oder aussen war nicht wahrnehmbar. Anzahl und Weite der Tracheiden, die Beschaffenheit ihrer Membranen, sowie derjenigen der Schutzscheide stimmten ebenfalls mit der Wasserform überein. Der wichtigste Unterschied bestand in der Ausbildung eines ein bis zwei Zellschichten mächtigen, subepidermalen Gewebes aus lückenlos zusammenschliessenden Zellen mit verdickten und gelblich gefärbten Membranen. Noch etwas stärker ausgeprägt war dieses peripherische *mechanische* Gewebe am Rhizom der vom Salak stammenden Pflanze. In beiden Fällen aber war es schwächer

entwickelt als in den Blattstielen der betreffenden Pflanzen und die Membranen waren weniger verholzt.

Die Vergleichung des Rhizombaues verschiedener Standortsformen von *Polypodium pteropus* Bl. untereinander, sowie mit anderen nicht hygrophilen Polypodiumarten ergibt, dass das umgebende Medium von geringem Einfluss auf den anatomischen Bau des Rhizoms ist. Die für die Achsenorgane anderer, stets oder gelegentlich submerser Pflanzen [1]) charakteristischen anatomischen Merkmale sind: schwache Ausbildung der Epidermis und im besonderen ihrer Aussenwand, Reduktion oder völliges Schwinden der mechanischen Gewebe, Bildung von Interzellularräumen im Parenchymgewebe, Verlagerung sämtlicher Leitbündel von der Peripherie gegen das Zentrum der Achse oder vollständige Vereinigung derselben zu einem Zentralstrang, Reduktion des wasserleitenden Teils der Leitbündel. Am Rhizom von *Polypodium pteropus* Bl. unterliegt nur die Epidermis und in das subepidermale mechanische Gewebe der Beeinflussung durch das umgebende Medium. Im Rhizom des Erdfarns bilden die subepidermalen Zellschichten, ähnlich wie im Blattstiel und in den Blattnerven, ein mechanisches Gewebe mit lückenlos zusammenschliessenden, englumigen und dickwandigen Zellen. Das Rhizom der von Bach- und Flussufern stammenden Pflanzen zeigt ein bedeutend schwächer ausgebildetes mechanisches Gewebe, und an den submers gewachsenen Pflanzen ist eine Differenzierung des subepidermalen Parenchymgewebes gar nicht mehr erfolgt. Anordnung und Bau der Leitbündel stimmen im Rhizom der Land- und Wasserform überein und sind auch dieselben wie bei anderen Polypodiaceen, z. B. *Polypodium vulgare*, oder dem von Campbell [2]) illustrierten *Polypodium falcatum*.

2. Anatomischer Bau der Wurzel.

An den Rhizomen der submersen Form von *Polypodium pteropus* Bl. entspringen in grosser Zahl Adventivwurzeln. Ihre Bildung

1) Schenck H., Über Strukturänderung submers vegetierender Landpflanzen. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. II. 1884. pag. 482.

2) Campbell D. H., The structure and development of Mosses and Ferns. New-York. 1905. pag. 330.

ist ausschliesslich auf das Rhizom beschränkt, während bei *Ceratopteris* [1]) und anderen aquatischen Farnen Adventivwurzeln auch in grosser Zahl an den Blattstielen ihren Ursprung nehmen. In ihrem Habitus stimmen die Wurzeln des submersen *Polypodium pteropus* Bl. mit denjenigen anderer Wasserpflanzen überein. Sie sind an den jüngeren Teilen etwa 0,23 mm, an älteren 0,35 mm dick und bei einer Länge von ca 30 cm nur sehr wenig verzweigt. Die Epidermis bleibt auch an den älteren Partien der Wurzeln stets erhalten. Sie besteht aus grossen, stark nach aussen vorgewölbten Zellen, von denen die meisten zu Wurzelhaaren ausgewachsen sind, welche die Wurzel von ihrer Spitze bis zur Insertionsstelle in dichtem Filz umhüllen. Ihre Länge beträgt 0,8—2 mm, ihr Durchmesser 0,008—0,014 mm. Die jüngsten Wurzelhaare an der Spitze der Wurzel sind zilindrisch, am Scheitel halbkugelig abgerundet und dünnwandig. An den älteren Teilen der Wurzel sind sie unregelmässig verbogen, die Membranen sind dicker und von gelbbrauner Färbung, der Scheitel ist zugespitzt (Fig. 24 Taf. XVII) oder, wie in den Figuren 25 bis 29 dargestellt ist, unregelmässig gabelig verzweigt oder gelappt.

Das subepidermale Rindengewebe der Wurzeln (Fig. 23 Taf. XVII) ist schwach entwickelt. Es besteht aus 4—6 Schichten lückenlos verbundener Parenchymzellen mit gleichmässig dünnen Membranen. Während bei anderen hygrophilen Farnen wie *Hymenophyllum*, die Wurzelrinde sich in eine stark verdickte sklerenchymatische Innenrinde und eine wenigschichtige Aussenrinde aus dünnwandigen Zellen differenziert, kommen in der Wurzelrinde von *Polypodium pteropus* Bl. weder in den äusseren noch in den inneren Schichten Zellen mit verdickten Membranen vor. Der von einer Endodermis umgebene, zilindrische Zentralstrang (Fig. 23 Taf. XVII) ist wie bei der grossen Mehrzahl der Filices diametraldiarch. In den dickeren Wurzeln anderer Farne beginnen nach De Bary [2]) die beiden Hadromplatten jederseits mit einigen nebeneinanderliegenden, dickwandigen Tracheiden,

1) Lachmann P., Origine et développement des racines et des radicelles du Ceratopteris thalictroides. Revue générale de Botanique. T. XIX. 1907. pag. 523—556.

2). De Bary A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. pag. 377.

an welche sich dann in centripetaler Richtung eine oder mehrere Reihen oft sehr weiter Treppentracheiden anschliessen, die in der Mitte meistens zusammenstossen. In dünnen Wurzeln dagegen wird die Mitte der diametralen Hadromplatte oft von einer einzigen grossen Tracheide eingenommen oder von einer aus zwei grossen Tracheiden bestehenden kurzen Reihe rechtwinklig gekreuzt. In dieser letzteren Anordnung ist das Hadrom (Fig. 23 Taf. XVII) auch in den langen, dünnen Wurzeln von *Polypodium pteropus* Bl. ausgebildet. Das die Tracheiden umgebende übrige Hadromgewebe ist wie das Leptom kleinzellig. Von der Endodermis werden beide durch 2 Schichten etwas grösserer Zellen getrennt. Die mikrochemischen Reaktionen lassen an Wurzelschnitten eine Cuticularbildung der Epidermiszellen erkennen, die sich auch über die Wurzelhaare erstreckt. Die Tracheidenwände sind stark verholzt und ebenso zeigen die Membranen der Endodermis eine leichte Verkorkung oder Verholzung.

Vergleichsweise wurden auch die Wurzeln der von Schneider in Sumatra und der von Raciborski am Salak (Java) gesammelten Pflanzen untersucht. Der Durchmesser einiger Wurzelstücke ersterer Herkunft betrug 0,121—0,138 mm. Die Oberfläche derselben war ebenfalls dicht mit Wurzelhaaren bedeckt, die eine Länge von 1,2—1,4 mm und einen Durchmesser von 18,9—31,5 μ aufwiesen. Die Enden der Haare waren normal abgerundet, Lappen oder Zweigbildung war an denselben nicht zu beobachten. Die Membranen waren nicht verdickt, aber von gelbbrauner Färbung. Die Wurzelrinde setzte sich aus 5—7 Schichten zusammen, ein mechanisches Gewebe fehlte. Der Bau des Zentralstranges war übereinstimmend mit demjenigen der Wurzeln der submersen Form von Lombok. Die Wurzeln der vom Salak stammenden Pflanze waren im Vergleich zu denjenigen von den beiden anderen Standorten kürzer, gedrungener und reicher verzweigt, aber ebenfalls von den jüngsten bis zu den ältesten Teilen mit Wurzelhaaren völlig überkleidet.

Aus der obigen Beschreibung geht hervor, dass bei dem submers lebenden *Polypodium pteropus* Bl. die Reduktion der Gewebedifferenzierung in der Wurzel weniger weit vor-

geschritten ist, als bei zahlreichen anderen Wasserpflanzen, bei denen der Einfluss des Wassers sich in der schwachen Cuticularisierung der Aussenwände der Epidermiszellen, in der Reduktion der Anzahl und Grösse der Wurzelhaare, im Schwinden des mechanischen Gewebes, in der Anordnung des Rindengewebes in konzentrischen Schichten und radialen Reihen, in der Vereinfachung des axilen Leitbündels u. s. w. geltend macht. Am auffallendsten ist an den Wurzeln von *Polypodium pteropus* Bl. der dichte Filz ausdauernder Wurzelhaare, die an der untergetaucht lebenden Pflanze in ebenso grosser Anzahl wie an der Landpflanze ausgebildet werden. Eine Bedeutung der Wurzelhaare für die Aufnahme von Wasser und gelösten Nährsalzen ist für die submerse Pflanze kaum mehr vorhanden und es ist leicht einzusehen, dass den mit Wurzelhaaren bedeckten Wurzeln derselben, wie den nackten Adventivwurzeln anderer Wasserpflanzen als wichtigste Aufgabe diejenige der *Befestigung am Substrate* verblieben ist. Die Mitwirkung der Wurzelhaare an dieser Funktion geht auch schon aus der Formveränderung hervor, die ihre Scheitel offenbar infolge Kontaktwirkung erfahren haben. Sie sind in *Haftorgane*, ähnlich den *Hapteren* vieler Algen, umgewandelt worden, die sich mit den dickwandigen Auszweigungen und Scheitellappen an den Unebenheiten des Substrates befestigen. In dem Fischteiche von Lingsar mit seinem glatten Boden und dem von unten eintretenden Wasser functionieren die Wurzelhaare von *Polypodium pteropus* etwa in ähnlicher Weise wie nach Warming [1]) diejenigen vieler *Podostemaceen*, die ebenfalls in Haftorgane umgewandelt sind, welche die im strömenden Wasser wachsenden Pflanzen an ihrem Substrate befestigen. Im übrigen ist eine reichliche Produktion ausdauernder Wurzelhaare ein Charakteristikum der Wurzeln verschiedener hygrophiler und epiphytischer Farne. Ihr Vorkommen ist sogar nicht einmal auf die Wurzeln beschränkt. Bei den von Giesenhagen [2]) untersuchten *Asplenium*arten, im besonderen bei *Asplenium obtusi-*

1) Warming E., Botanische Notizen, 1. Hapteren. Botan. Zeitung. 41. Jahrg. 1883. pag. 196.

2) Giesenhagen K., Über hygrophile Farne. Flora. 76. Bd. 1892. pag. 164 u. 178.

folium, bilden sie sich auch überall da, wo die Unterseite des Sprosses mit dem Substrate in direkte Berührung kommt. Auch bei dieser Pflanze sind die Membranen der langen Wurzelhaarschläuche gebräunt und die Scheitelpartien in eine Anzahl kürzerer Äste geteilt, welche sich den Bodenpartikelchen anschmiegen und mit ihnen verwachsen. In Ausbildung und Vorkommen entsprechen diesen Haargebilden auch diejenigen der ebenfalls hygrophilen *Hymenophyllaceen*[1]), bei denen die Wurzelhaare nicht nur an Wurzeln und Sprossen, sondern selbst auf der Oberfläche der Blattstiele und auf der Unterseite der Blattspreite zur Ausbildung gelangen.

III. Anatomischer Bau der Blätter.

Die Merkmale submerser Lebensweise sind an den Laubblättern der Wasserpflanzen die nachfolgenden: 1. Reduktion des Hautgewebes. Die Zellen beider Epidermen sind gleichmässig ausgebildet und wie diejenigen des subepidermalen Gewebes chlorophyllhaltig. Ihre Aussenwände sind dünn und schwach cuticularisiert, die Radialwände gewöhnlich nicht gewellt, sondern flach ausgespannt. Bei einer grösseren Zahl submerser Pflanzen fehlen die Spaltöffnungen beiderseits, bei Schwimmblättern gewöhnlich auf der unteren Seite. Haarbildungen sind meistens nicht mehr vorhanden. 2. Der dorsiventrale Bau der Blätter wird aufgegeben, eine Differenzierung des Assimilationsgewebes in Palissaden- und Schwammparenchym unterbleibt. Das Mesophyll ist infolge der geringen Lichtintensität überhaupt schwach ausgebildet und setzt sich gewöhnlich aus wenigen Schichten kugeliger oder wenig gestreckter Zellen zusammen, zwischen welchen reichlich Interzellularräume vorhanden sind. 3. Das Leitungssystem ist ebenfalls vereinfacht, die Zahl der Blattnerven ist geringer und in allen Bündeln sind namentlich die Elemente der Wasserleitung an Zahl reduciert oder ganz verschwunden. 4. Das mechanische System fehlt,

1) Giesenhagen K., Die Hymenophyllaceen. Flora. 73. Jahrg. 1890. pag. 445.
Karsten G., Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. d. Jardin botanique de Buitenzorg. Vol. XII. 1895. pag. 127.

Sekretbehälter und Drüsen treten nur noch vereinzelt auf.

In welchem Grade sind nun diese verschiedenen Reduktionserscheinungen an den Blättern des submersen *Polypodium pteropus* Bl. wahrzunehmen?

Die Blätter von *Polypodium pteropus* Bl. sind, wie früher ausgeführt worden ist, an der Landform fiederspaltig oder gelappt, bei der Wasserform dagegen einfach lanzettlich oder zungenförmig. Der Blattstiel ist bei allen Formen wohl entwickelt, bei der Wasserform allerdings kürzer als bei der Landform, und setzt sich in die Mittelrippe der Spreite fort. Er ist an seiner Basis nackt, oberseits stark gewölbt, auf der Unterseite abgeflacht oder etwas eingebuchtet (Fig. 14 Taf. XVII). Im oberen, geflügelten Teil ist sein Querschnitt elliptisch. Die Flügel und die Laminarhälften schliessen derart an Stiel und Mittelrippe an, dass diese oberseits nur wenig vortritt, auf der unteren Seite dagegen stark bauchig vorgewölbt erscheint (Fig. 15—20 Taf. XVII).

Die Anatomie des Blattstiels zeigt in der Anordnung der Gewebe Ähnlichkeit mit derjenigen im Rhizom. Ein kleiner Teil der Oberflächenzellen von Stiel und Mittelrippe ist wie am Rhizom zu Spreuschuppen ausgewachsen. Da diese nur $^1/_2$—$1^1/_2$ mm lang werden, zudem farblos sind und sich der Epidermis dicht anschmiegen, fallen sie nur wenig auf.

Die *Spreuschuppen* an Blattstiel und Mittelrippe sind langgestreckt dreieckig, an der Basis meistens herzförmig gebuchtet oder seitlich der Insertionsstelle in zwei Zipfel oder Flügel verlängert (Fig. 10 Taf. XVI). Die Entwicklungsgeschichte der Schuppen ist gleich wie bei den anderen Farnen. Jede Schuppe nimmt ihren Ausgang von einer Epidermiszelle. Im Verlaufe des Wachstums erfährt die unterste Zelle nur wenige, langsame Teilungen, während in den übrigen basalen Partien der Schuppe ausgedehntes Flächenwachstum erfolgt, so dass die Basis sich über die Ansatzstelle hinaus fortsetzt. Die Zellen der ausgewachsenen Schuppen sind fast inhaltsleer. Ihre Membranen sind bei den submersen Pflanzen nur wenig verdickt. Sie messen 2—3, 2 μ und sind gelblich gefärbt oder völlig farblos. Die übrigen,

nicht zu Schuppen ausgewachsenen Epidermiszellen von Blattstiel und Mittelrippe sind gewöhnlich dünnwandig und an den meisten Blättern stark nach aussen vorgewölbt (Fig. 8 Taf. XVI). Sie unterscheiden sich nach Form und Grösse gewöhnlich von den Zellen des subepidermalen Gewebes. Dieses besteht (Fig. 8 Taf. XVI) aus 3—4 Schichten festverbundener englumiger Zellen mit stark verdickten Membranen, in welchen die Mittellamelle scharf hervortritt. In anderen Blattstielen ist die Schichtenzahl dieser Zellen 5—8 (Fig. 9 Taf. XVI), die Form der einzelnen Zellen dagegen weniger konstant. Die innersten Zellen mit dicken Membranen schliessen an ein grosslumiges, von Lufträumen durchsetztes Gewebe an, das eine ähnliche Ausbildung zeigt wie die inneren Schichten des Parenchymgewebes im Rhizom. Auch im Blattstiel und in den Adern der Blattspreite fehlen in diesen Zellen Stärkekörner oder andere feste Einschlüsse. Die grossen Interzellularen kennzeichnen dieses Gewebe als *Durchlüftungsgewebe*, die peripherischen Schichten dickwandiger Zellen bilden ein *mechanisches Gewebe*. Die Membranen seiner Zellen sind schwach verholzt. Bei Einwirkung von Phloroglucin und Salzsäure färben sie sich in Schnitten durch die Blattstiele gleichmässig rötlich, oder es erfolgt eine Rotfärbung der Mittellamelle und Bräunung der Verdickungsschichten. Im peripherischen Rindenparenchym des kriechenden Rhizoms der submersen Pflanzen ist die Ausbildung eines mechanischen Gewebes unterblieben, die notwendige Festigkeit kommt schon durch den lückenlosen Zusammenschluss der Epidermis mit den Zellen der nächstfolgenden Schichten zu Stande. Die Festigkeit des aufwärts wachsenden Blattstiels muss eine grössere sein, daher wird auch bei submerser Lebensweise das bei den Landpflanzen vorhandene peripherische mechanische Gewebe beibehalten. Seine Mächtigkeit bleibt allerdings in den Blattstielen submerser Blätter gering. Zusammen mit der Epidermis hat das 3—8 schichtige mechanische Gewebe nur eine Breite von 76—95 μ, während im inneren Durchlüftungsgewebe *die einzelne Zelle* im Durchschnitt 52 μ misst und die grössten Zellen einen Durchmesser von 90 μ erreichen.

Anordnung und Verlauf der Leitbündel in Blattstiel und

Mittelrippe wurden an einer grösseren Zahl von Blättern untersucht und konstant gefunden. Querschnitte durch die basalen Partien des Blattstieles (Fig. 14 u. 15 Taf. XVII) zeigen, dass das Parenchymgewebe des Stieles in dieser Region von 4 Bündeln durchzogen wird, von denen 2 grössere der Oberseite, 2 kleinere der Unterseite genähert sind. In ihrem weiteren Verlaufe nähern sich diese Bündel gegenseitig und Querschnitte in verschiedener Höhe des Blattstieles und der Blattmittelrippe (Fig. 16—20) ergeben, dass zuerst die Vereinigung der beiden Bündel der Unterseite, etwas weiter oben im Stiel dann auch diejenige der beiden oberen Bündel stattfindet. In der Mittelrippe des Blattes rücken dann die beiden Bündel mehr und mehr ins Zentrum des ganzen Stranges und vereinigen sich hier schliesslich zu einem einzigen Strang, in welchem das Hadrom, wie schon vorher im Bündel der Oberseite, in Form von 3 radial gestellten, im Zentrum zusammenstossenden Platten angeordnet ist.

Die *Leitbündel des Blattstiels* (Fig. 7 Taf. XVI) sind wie diejenigen des Rhizoms von einer in der Ausbildung sehr wechselnden Schutzscheide umgeben. Vielfach ist namentlich um die grösseren Bündel eine Scheide mit stark verdickter und gebräunter Innenwand ausgebildet; Durchlasszellen oder Tüpfelung der verdickten Wände sind nicht zu beobachten. An den kleineren Bündeln ist häufig nur die Wandverdickung oder die Braunfärbung der Membranen erfolgt und nicht selten sind auch solche Bündel, deren Scheidenzellen sich in keiner Weise von denjenigen des umgebenden Parenchyms auszeichnen. Das Hadrom der Leitbündel besteht wie in den Rhizomen aus weiten Tracheiden mit stark verdickten und verholzten Membranen. Endodermis und Stärkescheide sind wie in den Rhizombündeln deutlich ausgeprägt, die übrigen Elemente der Leitbündel treten alle in Form zartwandiger, englumiger und langgestreckter Parenchymzellen auf. Die Leitbündelendigungen in den Maschen der Blattspreite bestehen aus langgestreckten Parenchymzellen, ähnlich denjenigen, welche die Seitennerven in der Epidermis begleiten (Fig. 12 u. 13 Taf. XVI) und deren Festigung besorgen. Die Blattstiele der Landform von *Polypodium pteropus* Bl. unterscheiden

sich in ihrem anatomischen Bau in einigen Punkten von denjenigen der submersen Form. An den aus dem botanischen Garten zu Buitenzorg stammenden Blättern finden sich am Stiele Spreuschuppen in weit grösserer Anzahl als an der Wasserform. Auch die Dimensionen der Schuppen sind mit 3—4 mm Länge und $^1/_2$—1 mm Breite bedeutender. Die Membranen der Schuppenzellen sind verdickt und intensiv braun bis braunrot gefärbt. In den median gelegenen Zellen der Schuppen ist die Membrandicke bis 22,4 μ, an den äussersten Zellen bedeutend dünner, häufig aber ebenfalls noch 12,8 μ. Noch stärker entwickelt sind die Wände an den Spreuschuppen der vom Salak stammenden Pflanze, indem diejenigen median gelagerter Zellen bis 25,6 μ, der Randzellen bis 19,2 μ messen. Auch die Stiele der „Wasserblätter" der aus Sumatra stammenden Pflanzen im *Christ*'schen Herbar zeigen eine bedeutend stärkere Entwicklung der Spreuschuppen als die Wasserform aus Lingsar. An jüngeren Blattstielen wurden Schuppen von 2 mm Länge und 0,5 mm Breite gemessen. Ihre Zellwände sind dunkelbraun und messen 16—22,4 μ in der Dicke. Das subepidermale mechanische Gewebe der Blattstiele der in Buitenzorg gewachsenen Pflanze ist 6—7 Zellschichten mächtig und mit der Epidermis 126—158 μ breit. Auf dem Querschnitt erscheinen die Lumina seiner Zellen verschieden weit, da die Zellen dieses Gewebes, wie Längsschnitte ergeben, sehr langgestreckt und prosenchymatisch zugespitzt sind. Die Membrandicke ist bei allen Zellen ungefähr gleich. An das mechanische Gewebe schliesst sich nach innen das weitlumige, zwischen den abgerundeten Zellen Interzellularen führende Gewebe an. Der Durchmesser seiner Zellen beträgt im Mittel 47—50 μ, die grössten messen 90 μ.

Zahl und Anordnung der Leitbündel sind gleich wie bei der submersen Form von Lingsar. In ihrem Bau weichen sie ab durch eine viel stärker entwickelte Schutzscheide, an welcher nicht nur die Innen- sondern auch die Radialwände stark verdickt und braun gefärbt sind. Die mikrochemischen Reaktionen auf Verholzung und Cutinisierung rufen keine Veränderungen derselben hervor, während die Aussenwände der Epidermiszellen, die Mem-

branen des mechanischen Gewebes, die Tracheidenwände, sowie die Membranen der Endodermis die bekannten Reaktionen ergeben.

Es erübrigt noch, die *Blattspreite* von *Polypodium pteropus* Bl. näher zu untersuchen. In ihrem Bau kommt bei anderen Wasserpflanzen der Einfluss submerser Lebensweise noch viel deutlicher als im Bau des Blattstiels zum Ausdruck.

Die Epidermis der Blattunter- und oberseite besteht aus tafelförmigen Zellen mit schwach vorgewölbten Aussenwänden (Fig. 21 und 22 Taf. XVII). Die Radialwände sind in den Zellen der oberen Epidermis (Fig. 12 Taf. XVI) schwach, in denjenigen der unteren Epidermis stark wellig gebogen (Fig. 13). Die über den Haupt- und Seitenadern gelegenen Epidermiszellen sind in der Richtung der Adern gestreckt, glattwandig und haben schief oder senkrecht auf der Längsrichtung stehende Querwände. Die Membranen dieser Zellen sind gewöhnlich allseitig gleichmässig verdickt. An den gewöhnlichen Epidermiszellen dagegen ist die Aussenwand etwas dicker als die übrigen Wände und in den äussersten Schichten deutlich cuticularisiert.

Im Gegensatz zu anderen submersen Pflanzen weisen die Blätter des submersen *Polypodium pteropus* zahlreiche *Spaltöffnungen* auf, und zwar fast ausschliesslich in der *Epidermis der Blattunterseite*. Im mikroskopischen Gesichtsfelde von 0,945 mm Durchmesser fanden sich auf der oberen Epidermis nie mehr als ein Spaltöffnungsapparat, auf der gleichen Fläche der unteren Epidermis dagegen deren 15—20. Die Spaltöffnungsapparate der Blattunterseite sind alle gleich gerichtet. Sie stehen mit der Längsrichtung ihrer Schliesszellen ungefähr parallel der Richtung der Seitennerven erster Ordnung. Die Entwicklung der Spaltöffnungsapparate weicht nicht vom allgemeinen Polypodiaceentypus ab. Bei der Teilung derjenigen Protodermzellen, welche Spaltöffnungsapparate liefern, wird zunächst durch eine hufeisenförmig gebogene Wand eine kleinere Zelle abgetrennt, welche entweder sofort zur Mutterzelle wird, oder durch eine weitere, gleichsinnig gerichtete Antikline in Nebenzelle und Mutterzelle geteilt wird. Durch eine Längswand teilt sich hernach die Mutterzelle in die beiden Schliesszellen.

In ihrem Bau zeigen die Spaltöffnungen von *Polypodium pteropus* Bl. einige Ähnlichkeit mit denjenigen einzelner phanerogamer Wasserpflanzen. Der Spaltraum weist die Gliederung in Vorderhof, Zentralspalte und Hinterhof nicht mehr in typischer Form auf, immerhin ist die Reduktion noch nicht so weit gediehen wie bei anderen Wasserpflanzen. Die beiden Schliesszellen sind sich mit den äusseren Cuticularleisten sowie in der Mitte der Bauchwände am meisten genähert. Der Vorderhof ist noch andeutungsweise erhalten. Nach innen sind die Bauchwände stark abgerundet, (Fig. 22 Taf. XVII), sodass sich der Spaltraum von der engsten Stelle aus nach Art eines Trichters in die Atemhöhle verbreitert. Spaltöffnungsschliesszellen und Nebenzellen liegen im Niveau der übrigen Epidermiszellen. Grübchen mit kleineren Epidermiszellen und zahlreichen Spaltöffnungsapparaten, wie sie bei anderen hygrophilen Farnen, u. a. auch bei *Polypodium*-arten, über den Leitbündelendigungen und anderen Partien der Spreite vorkommen, fehlen sowohl der Wasser- wie der Landform von *Polypodium pteropus* Bl. An den Blättern der Landform ist dagegen die Anzahl der Spaltöffnungsapparate grösser als an der Wasserform. An den Blättern aus dem botanischen Garten zu Buitenzorg zählte ich auf der Epidermis der Blattunterseite im gleichen Gesichtsfelde (0,945 mm Durchmesser) deren 40—50, in der oberen Epidermis 1—3. Infolge konstant submerser Lebensweise ist also an der Wasserform eine Verminderung der Spaltöffnungszahl sowohl auf der spaltöffnungsärmeren Oberseite wie an der an Stomaten reicheren Unterseite erfolgt. Im Verhältnis zu anderen Wasserpflanzen, auch aquatischen oder sonst hygrophilen Farnen, ist die Zahl der Spaltöffnungen an den Blättern der Wasserform von *Polypodium pteropus* Bl. immerhin noch beträchtlich. Einzelne phanerogame Wasserpflanzen wie *Hippuris* bilden an den Blättern der Landform Spaltöffnungen, während solche an der untergetauchten Wasserform vollständig fehlen. Ohne Spaltöffnungen sind auch die Blätter der submers lebenden *Isoëtes lacustris*, dagegen weisen nach Schenck [1])

1) Schenck H., Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca botanica, Bd 1. Cassel 1887 pag. 15.

sowohl die Landform dieser Art wie auch die terrestrischen Arten der Gattung mit Spaltöffnungen besetzte Blätter auf.

Auf der Epidermis der Blattunterseite des submersen *Polypodium pteropus* Bl. finden sich ziemlich zahlreich keulenförmige, ein bis zweizellige Haargebilde mit dünner Membran und reichem plasmatischem Inhalt (Fig. 13 Taf. XVI). Ähnliche keulenförmige Haare beschrieb Giesenhagen [1]) bei *Hymenophyllum* und *Trichomanes*, wo sie hauptsächlich am Blattrande und auf den Nerven der Blattunterseite vorkommen sollen. Wahrscheinlich sind diese dünnwandigen Haare als *schleimbildende Organe* zu deuten, da auch bei anderen landbewohnenden hygrophilen Farnen reichliche Schleimaussonderung durch Haargebilde eine häufig zu beobachtende Erscheinung ist. An *Nephrodium stipellatum* Hk. und anderen im Urwald von Tjibodas (Java) vorkommenden Farnen wird durch die Tätigkeit der schleimerzeugenden Haare das junge Blatt, wie von Kühn [2]) und Göbel [3]) beschrieben worden ist, mit einer 2—3 mm dicken Schleimschicht fast völlig umhüllt. Nach Göbel ist Schleimbildung an der Oberfläche der Wasserpflanzen und ebenso bei Pflanzen, welche zwar nicht im Wasser, aber an einem sehr feuchten Standorte leben, ein weit verbreitetes biologisches Merkmal, das offenbar zur Lebensweise in Beziehung steht. Es ist also wahrscheinlich, dass auch die Haarpapillen an der Unterseite der jungen Blätter von *Polypodium pteropus* eine schützende Rolle spielen, die allerdings wie bei den anderen Hygrophyten noch nicht genau präzisiert werden kann.

Wie andere Wasserpflanzen zeigt auch *Polypodium pteropus* Bl. dünne, durchscheinende Blattspreiten. Die Dicke der submers gewachsenen Blätter beträgt 0,086—0,112 mm. Die Struktur des Mesophylls erinnert an diejenige vieler Schattenblätter. Infolge des geminderten Lichtzutrittes erfolgt eine Vereinfachung seines Baues. Die Differenzierung von Palissaden- und Schwamm-

1) Giesenhagen K., Die Hymenophyllaceen. Flora. 73 Jahrg. 1890. pag. 435 & Fig. 6.
2) Kühn R., Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefässkryptogamen. Flora 72 Jahrg. 1889. pag. 486.
3) Goebel K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II Teil. Marburg 1891. pag. 235.

parenchym und damit der dorsiventrale Bau des Mesophylls unterbleibt. Das wenigschichtige Mesophyll setzt sich aus kugeligen oder elliptischen Zellen zusammen, zwischen denen grosse Interzellularen vorkommen, die sich namentlich unter den Spaltöffnungen zu umfangreichen Atemhöhlen vereinigen (Fig. 21 u. 22 Taf. XVII). An den Blättern der Landform (Botan. Garten zu Buitenzorg) ist das Mesophyll etwas stärker entwickelt als an der Wasserform. Die Anzahl seiner Zellschichten ist namentlich in der Mitte der Spreite grösser, die Interzellularen sind kleiner. Bei beiden Formen sind in den Zellen des Mesophylls die Chlorophyllkörner nicht zahlreicher und grösser als in den Epidermiszellen. Es bildet sich also vor allem ein wohlentwickeltes Durchlüftungsgewebe der Blätter. Hierin unterscheidet sich *Polypodium pteropus* Bl. wesentlich von anderen ausgeprägt hygrophilen Luftfarnen, wie *Asplenium*-, *Hymenophyllum*- und *Trichomanes*arten. Bei dem von Giesenhagen eingehend untersuchten *Asplenium obtusifolium* L. besteht das innere Blattgewebe ebenfalls aus nur 3—4 Zellschichten, deren Zellen aber unter vollständiger Vermeidung von Interzellularenbildung dicht zusammenschliessen. Den gleichen Bau zeigt auch das Blatt der hygrophilen *Hymenophyllaceen*. Wie aus den vorstehenden Ausführungen hervorgeht, zeigen, wie die Wurzeln und Rhizome, auch die Blätter von *Polypodium pteropus* Bl. deutlich hygrophilen Bau, der bei submerser Lebensweise noch in einigen Punkten schärfer ausgeprägt wird. Die Unterschiede im Blattbau der submerssen und der landbewohnenden hygrophilen Form sind etwa ähnlicher Natur wie diejenigen der von Karsten [1]) untersuchten Assimilations- und Wasserblätter von *Teratophyllum aculeatum var. inermis* Mett. oder der *Stenochlaena sorbifolia* (L.) J. Sm. [2]).

1) Karsten G., Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XII. 1895. pag. 149.

2) Christ H., Un cas de dimorphisme chez Stenochlaena sorbifolia (L.) J. Sm., fougère épiphytique. Archives d. Sc. phys. et nat. T. XXII. 1906. pag, 383.

——, Biologische und systematische Bedeutung des Dimorphismus und der Missbildungen bei Farnkräutern, besonders Stenochlaena. Verh. d. Schweiz. naturforsch. Gesellschaft. 89. Jahresversamlg. Aarau 1906. pag. 178–188.

4. Sporenbildung und Vermehrung.

Etwa die Hälfte aller Blätter der in Lingsar gesammelten Pflanzen ist fertil. Sporangien- und Sporenentwicklung haben an den submersen Pflanzen vollkommen normal stattgefunden. Die Anordnung der Sori auf der Unterseite der Blätter ist gleich wie an den Luftblättern. Die hellbraunen Sori sind von verschiedener Gestalt. Die kleineren sind meistens länglich-oval; durch Verschmelzung der Sori über benachbarten Nervenanastomosen entstehen auch grössere, unregelmässig umschriebene Sporangienkomplexe. Das Receptaculum (Fig. 2 Taf. XV) ist als wulstartige Erhebung über einem Leitbündel ausgebildet, an welcher auf Querschnitten durch jüngere Blätter alle Stadien der Sporangiumentwicklung zu finden sind.

Die älteren Sporangien sind lang gestielt. Am Stiel fehlt die Paraphyse, die bei zahlreichen *Polypodiaceen* schon frühzeitig während der Sporangiumentwicklung angelegt wird. Sonst unterscheiden sich die Sporangien des submersen *Polypodium pteropus* Bl. nach Entwicklung und Bau nicht vom typischen *Polypodiaceensporangium* [1]). Die Länge des ausgewachsenen Sporangiums beträgt 200—280 μ, seine Breite 180—220 μ. Der Annulus besteht gewöhnlich aus 14—15 Zellen (Fig. 3 u. 4 Taf. XV). Innen- und Seitenwände derselben sind in typischer Weise verdickt und gebräunt. Ihre Dicke beträgt 4,2—5,6 μ, während die wenig verdickte Aussenwand nur 1,4 μ misst. Die Membranen der Annuluszellen, vielfach auch diejenigen aller anderen Sporangiumwandzellen und der obersten Stielzellen färben sich mit Phloroglucin und Salzsäure hellrot, sie sind also schwach verholzt.

Die Anzahl der Sporenmutterzellen im Sporangium ist gering. Die aus der Teilung derselben hervorgehenden Sporenzellen werden bilateral und erhalten später mehr oder weniger nierenförmige Gestalt. Die Länge der reifen Sporen beträgt 28—42 μ, ihre Breite 20—26 μ, die Dicke ihrer Membran 1,4 μ. Diese ist gleichmässig ausgebildet und aussen glatt; bei starker Ver-

1) Müller C., Zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums. Ber. d. d. Botan. Gesellschaft. Bd. XI, 1893. pag. 54—72.

grösserung ist nach Ausführung der Sudanreaktion an ihrer Oberfläche eine zarte Cuticula wahrnehmbar. Ausser dem Zellkern sind im dichten Plasma der Sporen keine grösseren geformten Einschlüsse wahrnehmbar.

Das Aufspringen der Sporangien erfolgt bei Versuchen mit Alkohol- und getrocknetem Material in gewohnter Weise. Die Fortsetzung des Annulus bilden einige niedrige und tangential gestreckte Zellen mit dünnen Membranen, von denen besonders in der Seitenansicht die beiden Zellen des *Stomiums* wie diejenigen des *Hypostomiums* ihrer charakteristischen Gestalt wegen auffallen (Fig. 3 u. 4. Taf. XV). Die Sporangiumwand reisst zwischen diesen lippenförmig aufeinanderliegenden Zellen auf. Der Ring bewegt sich, sich streckend und wieder krümmend, hin und her, die Sporen in Häufchen ausschleudernd. Die Sporangien der Blätter von Landpflanzen (Botan. Garten zu Buitenzorg) sind grösser als diejenigen der submersen Form von Lingsar. Ihre Länge beträgt 250—260 μ, ihre Breite 190—202 μ. Annulus, Stomium und Hypostomium sind gleich wie bei den eben beschriebenen Sporangien ausgebildet. Die Sporen sind ebenfalls nierenförmig. Ihre Länge ist 83—96 μ, ihre Breite 48—64 μ. Die Membran derselben ist gelblich, glatt und in der äussersten Schicht cuticularisiert. Die vollständig normale Ausbildung der Sporangien und ihres Öffnungs-Mechanismus an submers entstandenen Farnblättern ist besonders deswegen beachtenswert, weil an den Antheren von Phanerogamen mit submers erfolgender Bestäubung und Befruchtung die sonst das Öffnen vermittelnde Faserschicht fehlt und das Aufspringen der Antheren unter Wasser sich offenbar anders vollziehen muss als an der Luft.

Über das Schicksal der submers entleerten Sporen habe ich leider keine Beobachtungen machen können. An den Rhizomen und im Wurzelwerk des aus dem Fischteiche von Lingsar stammenden Materials suchte ich vergeblich nach Prothallien und selbständigen Keimpflänzchen. Ebensowenig konnten in den Sporangien Keimungsstadien von Sporen beobachtet werden während bei anderen hygrophilen Farnen, z. B. *Hymenophyllaceen*,

Keimung der Sporen innerhalb des Sporangiums von Göbel [1]) und Giesenhagen [2]) beschrieben worden ist. Es muss also bis nach Abschluss der von Dr. Bernard in Buitenzorg begonnenen Versuche dahingestellt bleiben, ob Prothalliumbildung, Befruchtung und Keimpflanzenbildung bei *Polypodium pteropus* Bl. ebenfalls submers erfolgen können.

In analoger Weise wie bei den phanerogamischen Wassergewächsen tritt, wie Schenck [3]) ausführt, auch bei den wasserbewohnenden Archegoniaten die Fruktifikation im Wasser zurück, teils weil im Wasser günstigere Bedingungen für eine erhöhte vegetative Gestaltung gegeben sind, teils weil sich im Wasser der Befruchtungsvorgang nicht in der Weise wie bei den Landarchegoniaten abspielen kann. So konnte also auch für das submers lebende *Polypodium pteropus* Bl. neben der gewöhnlichen Art der mit dem Generationswechsel verknüpften Fortpflanzung auch noch irgend eine der häufigeren Arten der ungeschlechtlichen Vermehrung erwartet werden. Vor allem hatte sich die Untersuchung auf das Vorkommen von *Aposporie* und *Knospenbildung* an den Blättern zu richten.

Das Vorkommen von *Aposporie* bei aquatischen und submersen Farnen ist schon seit langem bekannt. Göbel [4]) beschrieb es 1872 für *Isoëtes*. Im See von Longemer in den Vogesen in grösserer Tiefe gewachsene Pflanzen von *Isoëtes lacustris* und *echinospora* waren entweder völlig steril oder hatten an Stelle der Sporangien auf rein vegetative Weise junge Pflänzchen erzeugt. Auch unter den zahlreichen weiteren Beispielen der *Aposporie bei Farnen*, die seither bekannt geworden sind, befinden sich nicht wenige hygrophile Arten. Die sorgfältige Durchsicht der aus Lingsar stammenden Pflanzen (mit ca 200 Blättern), der aus dem botanischen Garten zu Buitenzorg stammenden Blätter, sowie der Pflanzen von 9 verschiedenen

1) Göbel K., Pflanzenbiologische Schilderungen. I Teil. Marburg 1889. pag. 133.
2) Giesenhagen K., Die Hymenophyllaceen. Flora 73. Jahrg. 1890 pag. 422.
3) Schenck H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886. pag. 109.
4) Goebel K., Ueber Sprossbildung auf Isoëtesblättern. Botan. Zeitung. 37 Jahrg. 1879. pag. 1–6.

Standorten aus dem Herbarium Christ (mit ca 60 Blättern) ergab, dass an der Wasserform wie an der Landform von *Polypodium pteropus* Bl. Aposporie nicht vorkommt.

Ebenso wenig war an den untersuchten Blättern *Knospenbildung* zu beobachten, während sonst die Bildung blattbürtiger Adventivknospen auf Blättern hygrophiler Farne der feuchten Gebirgswälder der Tropen sehr häufig ist und gerade bei einigen an den Ufern von Wasserläufen und in Sümpfen vorkommenden amphibischen Farnen, wie *Aspidium macrophyllum* und *Ceratopteris thalictroides Brongn.* am reichlichsten stattfindet. Aus dem von Kupper [1]) mitgeteilten Verzeichnis von Farnen mit Knospenbildung an den Blättern geht allerdings hervor, dass diese Erscheinung in der Gattung *Polypodium* nicht so häufig ist wie in den Gattungen *Aspidium*, *Asplenium*, *Acrostichum*, *Adiantum* u. a., sondern erst bei 2 Arten, *Polypodium proliferum* Prsl. und *Polypodium reptans* Sw., gefunden worden ist. Trotzdem auf keinem einzigen der durchmusterten 270 Blätter von *Polypodium pteropus* Bl. eine Spur von Adventivknospenbildung zu beobachten war, scheint der Pflanze die Fähigkeit zu adventiven Sprossungen nicht zu fehlen. Wie mir Dr. Bernard berichtet, findet nun an den aus Lingsar stammenden und in Buitenzorg weiter kultivierten Exemplaren von *Polypodium pteropus* Bl. in reichem Masse Sprossbildung auf den Blättern statt. Die weiteren Versuche, über die später berichtet werden soll, werden klarlegen, worauf dieses veränderte Verhalten des Farns beruht.

5. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Aus der Betrachtung der Morphologie und Anatomie von *Polypodium pteropus* Bl. in ihrer Beziehung zu den Lebensbedingungen der Pflanze geht hervor, dass die submerse Lebensweise auf die gesamte äussere und innere Gestaltung dieses hygrophilen Farns im Vergleich zu anderen Wasserpflanzen verhältnismässig von geringem Einfluss ist.

1) Kupper W., Ueber Knospenbildung an Farnblättern. Flora. 96. Bd. Jahrg. 1906. pag. 405.

Das *Rhizom* der untergetaucht lebenden Pflanzen von *Polypodium pteropus* Bl. ist im Vergleich zu den übrigen Organen der submersen Pflanze stärker entwickelt als an der Landform. Seine Epidermis ist dünnwandig und die Cuticula schwach ausgebildet. Anzahl und Grösse der Spreuschuppen sind geringer als an der Landform. Auf den Einfluss der submersen Lebensweise ist die Reduktion des peripherischen mechanischen Systems, ebenso die schwächere Ausbildung der die Leitbündel umgebenden Schutzscheide zurückzuführen. Eine Verlagerung der Leitbündel zur Herstellung einer zugfesten Struktur ist für das auf dem Substrat kriechende Rhizom nicht notwendig. Im Gegensatz zu den meisten Wasserpflanzen ist trotz der verminderten Inanspruchnahme eine Reduktion der Wasserleitungsbahnen in den Leitbündeln nicht erfolgt.

Die aquatische Lebensweise fördert die Bildung zahlreicher, dem Rhizom entspringender *Adventivwurzeln*. Diese zeichnen sich durch bedeutende Länge, geringen Durchmesser und schwache Verzweigung aus. Eine Eigentümlichkeit derselben, die indessen auch bei landbewohnenden hygrophilen Farnen zu beobachten ist, bildet das Vorkommen zahlreicher, ausdauernder Wurzelhaare auch an den älteren Teilen der Wurzeln. Die Absorptionstätigkeit der Wurzelhaare und die Wasserleitung durch die Wurzeln treten bei submerser Lebensweise hinter der Bedeutung dieser Organe für die Befestigung am Substrate zurück. Ihrer Umwandlung in *Haftorgane* entspricht auch die Formveränderung der Wurzelhaarscheitel. Auch in den Wurzeln ist wie im Rhizom infolge der submersen Lebensweise die Ausbildung eines mechanischen Gewebes unterblieben, während es den Wurzeln der Landform und denjenigen anderer hygrophiler Farne zukommt. Im Leitbündel ist die Anzahl der Tracheiden zwar gering, ihre Anordnung, die Art der Membranverdickung und die chemische Beschaffenheit der Membran dagegen haben keine Veränderung erlitten.

Am weitgehendsten ist der Einfluss der äusseren Bedingungen auf Bau und Gestalt der Blätter von *Polypodium pteropus* Bl. An trockeneren Standorten werden vorwiegend die grösseren

Blätter mit einem oder zwei vollständig oder nur teilweise ausgebildeten Fiederpaaren erzeugt; die Blätter der Wasserform sind einfach und bedeutend kleiner. Wie am Rhizom ruft auch am Blatte die submerse Lebensweise eine Verminderung der Zahl und Grösse der Spreuschuppen hervor. Sie ist auch die Ursache der Ausbildung chlorophyllhaltiger Epidermiszellen mit dünnen Membranen und einer nur schwach cuticularisierten Aussenwand, der Reduktion der Zahl ihrer Spaltöffnungsapparate, namentlich auf der Blattunterseite. Nicht beeinflusst wird dagegen die Ausbildung der keulenförmigen Haare auf der unteren Epidermis. Das Mesophyll des Blattes ist schwach entwickelt und eine Differenzierung in Palissaden- und Schwammparenchymzellen tritt auch bei der Landform der Art nicht ein. Bei der submersen Form ist die Anzahl der Mesophyllzellschichten noch geringer als bei der Landform, das Interzellularsystem stärker entwickelt. Die Fertilität erleidet unter dem Einflusse aquatischer Lebensweise keine Einbusse. Etwa die Hälfte aller Blätter der Wasserform ist fertil. Besonders bemerkenswert ist die vollständig normale Entwicklung der Sporangien, ihres Ringes und Stomiums, der Sporen. Aposporie oder Bildung von Knospen auf den Laubblättern wurde weder an der Land- noch an der Wasserform von Freilandpflanzen beobachtet. Reichliche Verzweigung und Ausläuferbildung des Rhizoms dürften bei der Entstehung grösserer submerser Rasen von *Polypodium pteropus* Bl. die Hauptrolle spielen.

Zürich, pflanzenphysiologisches Institut der Universität.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

TAFEL XV.

Fig. 1. Habitusbild eines kleinen Stockes von Polypodium pteropus Bl. aus dem Fischteiche des Tempels zu Lingsar (Lombok). R. = Schuppenbedecktes Rhizom; W. = verzweigte, mit einem Haarfilz überdeckte Wurzeln. Bl. = gestielte, lanzettförmige Blätter. Stiel, Mittelrippe und Seitennerven mit vereinzelten Spreuschuppen. $Bl._1$ = fruktifizierendes Blatt, $Bl._2$ = steriles Blatt, Bl_3. = junges, noch eingerolltes Blatt S. = Soribildende Felder zu Seiten der Mittelrippe. Vergr. 1/1.

Fig. 2. Querschnitt durch ein sorustragendes Blattstück. Sporangien verschiedener Entwicklung und Stellung auf dem Rezeptakulum. Leitbündel (L) der Blattader gegen das Rezeptakulum hin verlagert. A. = Annulus des Sporangiums. Verg. 40/1.

Fig. 3. Junges Sporangium nach Beendigung der Zellteilungen in der Sporangiumwand. Die Membranverdickung in den Ringzellen ist noch nicht erfolgt. St = die beiden Zellen des Stomiums, H St = die beiden Zellen des Hypostomiums. Sporenbildung im Tetradenstadium begriffen. Vergr. 180/1.

Fig. 4. Sporangium vor der Entleerung der Sporen. Die 15 Annuluszellen mit stark verdickten Innen- und Radialwänden. Auch zwei Zellen unter dem Hypostomium zeigen die den Annuluszellen entsprechende Verdickung der Membran. St = Stomium, H St = Hypostomium. Verg. 180/1.

Fig. 5. Sporen von nierenförmiger Gestalt aus einem reifen Sporangium. Im Inhalt ist der Kern mit dem Kernkörperchen sichtbar. Vergr. 500/1.

TAFEL XVI.

Tafel XVI ist bei der Reproduktion auf $^2/_3$ Seitenlänge reduziert worden. Die Vergrösserungsangaben für die einzelnen Figuren beziehen sich auf die ursprünglichen Zeichnungen. Bei Messungen an den Figuren dieser Tafel sind also die Masse mit $^3/_2$ zu vervielfachen.

Fig. 6. Querschnitt durch das Rhizom von Polypodium pteropus Bl.; 12 verschieden stark entwickelte Leitbündel (L), ungefähr im Kreise gestellt. Sp = Spreuschuppen. Vergr. 14/1.

Fig. 7. Querschnitt durch eines der beiden Leitbündel von der Unterseite eines Blattstieles. v J = verdickte Innenwand der das Leitbündel umschliessenden Parenchymzellschicht (Schutzscheide), braun gefärbt; E = Endodermis des Leitbündels, aus niederen, tangential gestreckten Zellen bestehend. St = Radialgestreckte Zellen der Stärkescheide auf der der Epidermis zugekehrten Seite des Bündels in doppelter, sonst in einfacher Schicht vorhanden. T = Tracheiden des Hadroms. Vergr. 420/1.

Fig. 8. Periphere Partie eines Blattstielquerschnittes. Epidermis (E) aus grossen Zellen mit stark nach aussen vorgewölbter, dünner Membran bestehend. Das mechanische Gewebe (m G) bildet einen subepidermalen Mantel von 3—5 Zellschichten Mächtigkeit. Membranen dieser Zellen dicht zusammenschliessend, Mittellamellen nicht gespalten, daher keine Interzellularen. Das nach innen folgende Parenchymgewebe (P) besteht aus

stark gerundeten Zellen, zwischen welchen grössere und kleinere Interzellularräume liegen. Vergr. 420/1.

Fig. 9. Periphere Partie eines Blattstielquerschnittes. E = Epidermis, m G = mechanisches Gewebe, aus 6—9 Zellschichten bestehend. P = Parenchymzellen des Durchlüftungsgewebes. Vergr. 420/1.

Fig. 10. Spreuschuppen von der Unterseite der Blattmittelrippe. Vergr. 100/1.

Fig. 11. Nervatur aus dem mittleren Teile eines kleinen Blattes. Mittelrippe mit vereinzelten Spreuschuppen (Sch). Sori (S) auf den Anastomosen der sekundären und tertiären Adern in den die Mittelrippe links und rechts begleitenden Feldern. Vergr. 8/1.

Fig. 12. Epidermis der Blattoberseite Die Epidermiszellen mit schwach wellig gebogenen Radialwänden. Über der Leitbündelendigung sind die Epidermiszellen schmal, der Längsrichtung des Bündels parallel gestreckt und mit schief stehenden Querwänden. Spaltöffnungen und keulenförmige Haarpapillen fehlen. Vergr. 350/1.

Figs. 13. Epidermis der Blattunterseite. Ueber den Adern langgestreckte parallelwandige Epidermiszellen (E); die übrigen Epidermiszellen mit stark gewellten Seitenwänden. Die Spaltöffnungsapparate (Sp) fast vollständig von ihrer Nebenzelle (N) umschlossen. P=keulenförmige Haarpapillen Vergr. 350/1.

TAFEL XVII.

Figs. 14—20. Querschnitte durch Blattstiel und Mittelrippe des Blattes in verschiedener Höhe, von der Basis (Fig. 14) bis zur Mitte der Blattspreite (Fig. 20). Vereinigung der aus dem Rhizom in den Blattstiel eintretenden 4 Bündel zu einem einzigen Bündel. m G = mechanisches Gewebe. B sp=Blattspreite, o B=obere Bündel, u B=untere Bündel in der Blattmittelrippe. Vergr. 14/1.

Fig. 21. Blattquerschnitt (Rand der Blattspreite). Die beiden Epidermiszellschichten (u E und o E) aus grossen, nach aussen vorgewölbten Zellen bestehend. Aussenwand mit deutlich nachweisbarer Cuticula. Mesophyll aus 2—3 Lagen kugeliger Zellen bestehend. In der unteren Epidermis ein Spaltöffnungsapparat im Längsschnitt. Vergr. 420/1.

Fig. 22. Epidermis der Blattunterseite mit Spaltöffnungsapparat im Querschnitt. Sp=Spaltöffnungsschliesszellen mit Membranleisten an der Aussenseite der Bauchwand, nach innen hin abgerundet. Zellraum mit stärkehaltigen Chlorophyllkörnern dicht angefüllt. N = Nebenzellen, A=Atemhöhle, Mz = Mesophyllzellen. Vergr. 500/1.

Fig. 23. Querschnitt durch den älteren Teil einer Wurzel. Epidermiszellen (E) in Wurzelhaare ausgewachsen. Parenchymatisches Rindengewebe (R), ca 4 Zellschichten mächtig. Zellen desselben mit ziemlich dicken uud fest zusammenschliessenden Membranen. Diarche Anordnung der Tracheiden (Tr) im Hadrom des Leitbündels. Vergr. 180/1.

Figs. 24—29. Umwandlung der Wurzelhaare in Haftorgane. Scheitel derselben unregelmässig verzweigt oder gelappt und dickwandig. Vergr. 420/1.

LITERATURVERZEICHNIS.

Beddome R. H., Handbook to the Ferns of British India, Ceylon and the Malay Peninsula. Calcutta 1883.

Blume L. C., Flora Javae. Bruxellis 1828. Filices.

Campbell D. H., The Structure and Development of Mosses and Ferns. New York. 1905.

Christ H., Die Farnkräuter der Erde. Jena 1897.

—— ——, Un cas de dimorphisme chez Stenochlaena sorbifolia (L.) J. Sm., fougère épiphytique. Archives d. Sciences physiques et naturelles. T. XXII. 1906. pag. 383—385.

—— ——, Biologische und systematische Bedeutung des Dimorphismus und der Missbildung bei epiphytischen Farnkräutern, besonders Stenochlaena. Verh. d. schweiz. naturforsch. Gesellschaft. 89. Jahresversammlung 1906. pag. 178—188.

Costantin J., Recherches sur la structure de la tige des plantes aquatiques. Ann. d. Sc. nat. VI série. Botanique. Tome XIX. 1884. pag. 287—331.

——— ———, Etudes sur les feuilles des plantes aquatiques. Ann. d. Sc. nat. Botanique VII série. Tome III. 1886. pag. 94—162.

De Bary A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig. 1877.

Engler-Prantl, die natürlichen Pflanzenfamilien. I Teil. 4 Abt. Leipzig 1902.

Giesenhagen K., Die Hymenophyllaceen. Flora. 73. Jahrg. 1890 pag. 411—464.

———— ————, Ueber hygrophile Farne. Flora 76. Band. 1892 pag. 157—181.

Glück H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Jena. I. Teil 1905. II. Teil 1906.

Göbel K., Ueber Sprossbildung an Isoëtesblättern. Botan. Zeitung. 37 Jahrg. 1879. pag. 1—6.

—— ——, Pflanzenbiologische Schilderungen I und II, Marburg 1889 und 1891.

—— ——, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. Flora. 80 Bd. 1895. pag. 96—116.

Haberlandt G., Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates. Flora. 1887. pag. 97—110.

Hooker J. W., Species filicum Vol. V. London 1864.

Karsten G., Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. d. jardin botan. de Buitenzorg. Vol. XII. 1895. pag. 117—195.

Kühn R., Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefässkryptogamen. Flora. 72 Jahrg. 1889, pag. 457—504.

Kupper W., Ueber Knospenbildung an Farnblättern. Flora. 96 Bd. 1906. S. 337—408.

Lachmann P., Origine et développement des racines et des radicelles du Ceratopteris thalictroides. Revue générale de Botanique T. XIX. 1907. pag. 523—556.

Mettenius G., Ueber einige Farngattungen. 1. Polypodium. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. zu Frankfurt a M. II. 1856—58, pag. 1—138.

Müller C., Zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte des Polypodiaceensporangiums. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XI. 1893. pag. 54—72.

Raciborski M., Die Pteridophyten der Flora von Buitenzorg. Leiden 1898.

Schenck H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.

—— ——, Ueber Strukturänderungen submers vegetierender Landpflanzen. Ber. d. d. bot. Gesellsch. Bd. II. 1884. pag. 481—486.

—— ——, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca botanica. Bd. I. Cassel 1887.

Wächter W., Beiträge zur Kenntnis einiger Wasserpflanzen. Flora. 83 Bd. 1897. pag. 367—397.

Warming E., Botanische Notizen. 1. Hapteren. Botan. Zeitung. 1883. 41 Jahrg. pag. 193—200.

LA FORÊT VIERGE ÉQUATORIALE COMME ASSOCIATION

NOTICE

PAR

M. TREUB.

Dans mes annotations, il y en a quelques unes, de date déjà ancienne, ayant trait au caractère des forêts qui recouvrent les montagnes dans l'ouest de Java. Bien que fort sommaires, ces données méritent peut-être mieux que de rester en portefeuille.

En pénétrant, pour la première fois, dans une de ces forêts de nos régions pluvieuses — les "Regenwälder" de Schimper — on est, non seulement, saisi par la remarquable luxuriance de la végétation, bien qu'elle aille jusqu'à causer un certain sentiment d'oppression, mais on est surtout frappé par l'étonnante diversité et le polymorphisme à outrance qui, ensemble, produisent une impression déconcertante d'hétérogénéité dont aucune forêt de pays tempéré ne saurait donner la moindre idée.

Pour quiconque ne connait que la forêt Européenne, il est impossible, en effet, de se représenter cette complexité. Non seulement, parce que la forêt Européenne ne se compose que d'un nombre restreint d'essences, voire même d'une seule espèce d'arbre, mais surtout à cause de son caractère nettement aristocratique. Les hautes cimes planent au-dessus d'un sous-bois insignifiant composé de simples arbrisseaux et d'humbles herbes; troncs et branches ne portent en général qu' un mince duvet de chétives mousses et de lichens. Toute cette végétation bien peu prétentieuse, s'abrite sous la futaie, sans même manifester des velléités de faire concurrence aux maîtres de la forêt.

Combien différentes sont les forêts équatoriales que nous avons en vue. Leur cachet prédominant est démocratique s'il en fut.

Les arbres ont beau se dresser et étendre leurs couronnes à des altitudes de trente à soixante mètres, déjà les feuilles sont recouvertes de lichens épiphylles et de mousses; rameaux et branches portent tout un monde d'épiphytes: orchidées sans nombre, gesnériacées, pipéracées, une masse de fougères, depuis les tendres hyménophyllacées jusqu'aux énormes polypodium.

Beaucoup de ces épiphytes dont l'énumération demanderait des pages présentent, comme on sait, des dispositifs pour récolter des feuilles tombantes et former ainsi un terreau où des graines de plantes terrestres viennent germer, à l'occasion, et augmenter encore d'éléments accidentels toute cette végétation aérienne.

Les troncs servent de supports à d'épaisses plantes grimpantes ligneuses dont le dense feuillage va se mêler, jusqu'en haut, aux feuilles des arbres tuteurs.

Bref, chaque arbre géant donne lieu à une combinaison de toutes sortes de formes végétales qui constituent ensemble une flore riche et diversifiée.

Du reste, il n'y a pas que les arbres de haute futaie qui comptent; d'autres, bien que relativement peu élevés, ne sont pas sans présenter une taille fort respectable encore. Le sous-bois forme un fouillis inextricable: fougères arborescentes, palmiers, pandanées, musacées, arbustes et arbrisseaux des plus divers, à l'ombre desquels s'épanouit un monde de plantes herbacées, à partir des zingibéracées à feuilles gigantesques jusqu'aux plantes minuscules qui rasent le sol. Tout cela sillonné, en tout sens, par des lianes et traversé par de nombreuses racines aériennes descendant des étages supérieurs pour aller s'incruster dans la terre.

Il est évident qu'à cette grande multiplicité de formes et d'individus, en présence, doivent correspondre des rapports aussi nombreux que divers.

Ce qui, dans ces rapports, saute d'abord aux yeux, c'est

la concurrence acharnée et l'âpre lutte qui souvent devient combat à mort.

Toutefois, sous l'empire des vues, fort justifiées d'ailleurs, sur le rôle important qui revient à la concurrence vitale, on s'en est, cependant, trop exclusivement occupé; et, des naturalistes connaissant *de visu* l'exubérante végétation tropicale, n'ont pas manqué, en passant, de le faire remarquer.

Dans ces riches forêts équatoriales, les plus intéressantes qu'il y ait pour le botaniste, il n'y a pas seulement combats et luttes féroces entre les éléments qui les composent; il n'y a pas simplement juxtaposition, plus ou moins au jeu du hasard, de formes hétéroclytes dont les rapports ne sont régis que par l'application de la devise brutale "ôte-toi de là, que je m'y mette"; il y a coexistence avec mutualisme, revêtant plus souvent, peut-être, que nous ne le pensons, un caractère de coopération et de fédération; et cela non pas dans le sens restreint de la "symbiose" des naturalistes, comprenant une perte plus ou moins complète d'individualité ou un commensalisme manifeste, mais dans une acception beaucoup plus large.

On se trouve, en somme, devant une grande *société* végétale, mainte et mainte fois séculaire et qui a vu passer toutes les sociétés humaines sans subir de notables changements. Certes, elle n'est pas immuable. De nouveaux éléments viennent s'y ajouter et d'autres disparaissent, mais les liens qui en unissent les membres, de même que les règles devenues déterminantes pour la coexistence, ont dû rester, en principe, les mêmes depuis des temps fort reculés comparés aux sociétés humaines.

En raison même de leur longue existence, ces règles régissent, sans doute, une foule de détails et de rapports intimes bien difficiles à saisir. Il est facile de voir les effets de brutales agressions: de fortes lianes qui égorgent et terrassent leurs voisins aux dépens desquels elles ont réussi à prendre place au soleil; de lourds épiphytes qui par leur poids insolite finissent par briser les branches où ils ont trouvé un appui. Mais comment constater les effets de bon voisinage, les adaptations réciproques,

les secours que se rendent mutuellement les membres de cette société végétale? tous ces rapports qui, ensemble, constituent et sa raison d'être et sa force?

Il n'est pas encore possible d'attaquer de front les difficiles problèmes de sociologie végétale que présente la vaste association de la forêt équatoriale. Nos connaissances sont beaucoup trop restreintes pour saisir les nombreuses transitions qui conduisent de la concurrence à la coopération ou pour soupçonner, même, la foule de nuances qui existe entre des rapports dont nous ne connaissons que quelques effets.

Les problèmes de la vie intense de ces forêts sont si difficiles à résoudre, parce que le plus grand nombre n'entrera pas de longtemps encore dans le domaine de l'expérience.

Il faut, même, des circonstances fortuites particulièrement favorables pour bien faire ressortir que l'hétérogénéité de la forêt équatoriale est un cas de véritable association et non de simple coexistence.

Une de ces circonstances dont j'ai pu profiter, a donné lieu à la présente notice.

J'appris, par hasard, il y a de cela déjà une douzaine d'années, qu'il se trouvait dans une province voisine, a proximité de la forêt primitive, un bois artificiel ne comprenant qu'*une seule* essence forestière choisie parmi les espèces spontanées de la forêt voisine.

Ce petit bois *homogène* fournissant une excellente occasion de le comparer avec la forêt vierge, je le visitai à deux reprises. Il se trouvait sur un des versants du Boerangrang, montagne située non loin de la ville de Bandoeng, capitale de la province des Preanger, dans l'ouest de Java. On y avait planté, au beau milieu de la région des "Regenwälder", à peu près quarante ans avant l'époque de ma visite, environ 1500 pieds de *Schima Noronhae* Rw, sur un terrain d'un peu plus de quatre hectares, à une altitude d'environ 1200 mètres. Toutes les conditions de sol et de climat étaient exactement les mêmes que celles de la forêt vierge, d'ailleurs bien proche. En suivant un sentier tortueux, il ne me fallait qu'une demie-heure pour l'atteindre.

Aussi n'est-il guère douteux qu'au moment où la plantation fut faite, elle se trouvait à la lisière de la forêt.

Le *Schima Noronhae* Rw., arbre de haute taille, atteignant une altitude de quarante mètres, ne se trouve à l'état spontané que dans l'ouest de Java, mais, là, il est caractéristique pour la forêt des montagnes [1]).

En somme, si l'on avait voulu faire une expérience dans le but de comparer, après presque un demi-siècle, une forêt artificielle homogène à la forêt vierge, on n'aurait pu mieux choisir, ni la localité, ni l'espèce d'arbre.

Le développement des pieds de Schima dans le petit bois planté ne laissait rien à désirer. Ainsi, quatre spécimens examinés de plus près, se trouvaient être hauts de 36, 37, 26 et de 30 mètres; trois d'entre eux avaient, à hauteur d'homme, des circonférences de 1,75, 1,65, et de 1,45 mètres.

Un relevé rapide de ce bois de Schima a fourni la liste suivante de plantes vasculaires, dressée par ordre alphabétique des familles. Le nombre d'espèces trouvées est indiqué après le nom de la famille; quelques genres sont cités en parenthèse.

Acanthacées 1
Amarantacées 1 (Achyranthes)
Amaryllidacées 1 (Curculigo)
Aracées 4 (Homalomena, Rhaphidophora)
Araliacées 2 (Paratropia, Trevesia)
Balsaminacées 1 (Impatiens)
Bignoniacées 1 (Spathodea)
Caprifoliacées 1 (Sambucus)
Célastracées 1 (Salacia)
Commélinacées 1
Composées 8 (Conyza, Gynura, Vernonia, Adenostemma, Bidens)
Cucurbitacées 2 (Trichosanthes)
Euphorbiacées 6 (Glochidion, Macaranga, Bridelia, Stillingia)
Fougères 13

1) Voy. sur le *Schima Noronhae:* Koorders et Valeton, Bydrage No. 3 tot de kennis der boomsoorten van Java (Mededeelingen uit 's Lands Plantentuin, No. XVI, 1896) p. 283.

Gesnéracées	1
Graminées	9 (Imperata Panicum)
Juglandacées	1 (Engelhardtia)
Labiées	1
Lauracées	7
Légumineuses	5 (Desmodium, Erythrina, Cassia)
Liliacées	2 (Smilax, Dracaena)
Magnoliacées	3 (Talauma)
Malvacées	3 (Urena, Hibiscus)
Mélastomacées	1
Méliacées	4 (Lansium, Cedrela, Dysoxylum)
Ménispermacées	1 (Stephania)
Myrsinacées	1 (Ardisia)
Myrtacées	1 (Jambosa)
Orchidacées	3
Olacacées	1
Pandanacées	1 (Pandanus)
Pipéracées	1 (Chavica)
Polygonacées	2 (Polygonum)
Protéacées	1 (Helicia)
Renonculacées	1 (Clematis)
Rosacées	2 (Rubus)
Rubiacées	1
Solanacées	7 (Datura, Solanum, Physalis)
Styracacées	2 (Symplocos)
Ternstroemiacées	4 (Schima, Saurauja)
Tiliacées	1 (Grewia)
Umbellifères	1
Urticacées	17 (Laportea, Ficus, Morus, Celtis, Pilea, Elatostema, Artocarpus, Villebrunea)
Verbénacées	2 (Lantana, Vitex)
Zingibéracées	3 (Elettaria, Zingiber, Amomum)

Cela fait, en tout, environ 140 espèces de plantes vasculaires sur une étendue de plus de quatre hectares. On peut dire que sur une dizaine de mètres carrés de la forêt vierge voisine, il y en avait autant, en comptant aussi les lianes et les épiphytes.

Mais, c'est là, presque tout ce que nous apprend cette liste sommaire tirée de mes annotations d'antan et que je reproduis plutôt par acquit de conscience. Une énumération exacte de la flore du terrain reboisé en question, ne nous apprendrait, d'ailleurs, rien de plus, car il ne s'agit nullement, en premier lieu, du nombre d'espèces trouvées dans le bois de Schima, mais du nombre d'individus de chaque espèce et surtout du caractère général de la petite forêt artificielle.

Plusieurs plantes n'étaient représentées que par un petit nombre de spécimens, voire même par un seul. Ainsi, il n'y avait que quelques Cedrela, un Engelhardtia, un Erythrina, un Haasia, un grand Ficus. D'autre part, le bois était bordé de grands Solanum, cas très fréquent sur les lisières des forêts de ce pays; il y avait, par-ci, par-là, d'assez grands groupes de Curculigo et de Lantana et, dans plusieurs endroits, des taches de gazon formées par le *Panicum uncinatum* Raddi. En fait d'épiphytes, je n'ai vu que deux spécimens de Polypodium et, comme plantes grimpantes, un Chavica et un Raphidophora sur deux petits groupes d'arbres voisins.

Comme caractère général, il n'était guère possible d'imaginer une plus grande différence que celle existant entre la forêt primitive et la petite forêt artificielle. Celle-ci ne répondait *en rien* au tableau de la forêt vierge tracé plus haut. Ce qui frappait d'abord, c'était l'absence quasi complète de lianes et d'épiphytes, les deux groupes caractéristiques, s'il en fut, des humides forêts équatoriales.

Comment expliquer cette profonde différence?

Rien n'autorisait à l'attribuer au sol, et, d'ailleurs, cela n'expliquerait aucunement l'absence d'épiphytes. Il est vrai que le *Schima Noronhae* ne compte point parmi les arbres toujours couverts d'épiphytes et garnis de lianes; on en trouve, de jeunes spécimens dénudés de végétation, mais, on en rencontre tout aussi souvent d'autres chargés d'épiphytes et de lianes [1]).

1) M. A. Salverda, Garde général des forêts, a eu l'extrême obligeance d'examiner spécialement les rapports des Schima avec les épiphytes et les lianes. Le résultat

L'absence de végétation épiphyte dans la forêt artificielle ne saurait tenir à des conditions climatériques. Comment, en effet, admettre des différences dans les conditions atmosphériques générales pour ce petit laps de terrain planté de Schima, à proximité des énormes versants de montagnes tout couverts d'une végétation primitive?

Certes, l'humidité dans le bois de Schima devait être, au moment où je le visitai, moindre que dans la forêt vierge voisine. Mais pourquoi ce petit bois artificiel, composé d'une essence se trouvant dans des conditions les plus naturelles, n'a-t-il pas pris, pendant son développement, et petit à petit, les caractères de la forêt voisine? Celle-ci était si proche que les moyens de transport des graines n'ont pu faire défaut. Pourquoi le sous-bois n'a-t-il pas imité celui de la forêt vierge; pourquoi les étages superposés qui caractérisent celle-ci ne se sont-ils pas formés; pourquoi les graines de lianes et d'épiphytes qui ont dû germer autour et sur les Schima n'ont-elles pas continué leur développement?

Il est absolument impossible de donner réponse à l'ensemble de ces questions en invoquant des causes climatériques ou édaphiques.

Pour se rendre compte de la différence profonde, il faut entrer dans un tout autre ordre d'idées. Ce n'est qu'en envisageant la forêt équatoriale comme association que l'on arrive à une explication plausible du phénomène. On n'improvise pas la

de cet examen, qui a porté sur une dizaine de forêts dans la province des Preanger, est consigné dans les lignes écrites ci-dessus.

Je me suis, à nouveau occupé moi-même plus particulièrement de ces rapports en allant de Tjibodas à Tjiburrum. Dans la forêt que tant de botanistes connaissent, on rencontre le long du sentier beaucoup de pieds de Schima. D'abord, j'ai voulu dresser une liste des cas positifs et négatifs, mais j'ai bientôt dû abandonner cette idée, car la très grande majorité des Schima que je rencontrai portait des épiphytes et servait de support à des lianes, parfois jusqu'à masquer presque entièrement le feuillage de l'arbre tuteur. Comme M. Salverda, j'ai vu de jeunes pieds (mais aucunement tous) exempts de lianes et de végétation épiphyte. Ces jeunes pieds étaient de beaucoup plus petite taille que les Schima du bois artificiel.

En somme, il n'est pas question d'attribuer le manque d'épiphytes et de lianes dans ce bois à ce que les Schima ne seraient pas aptes à porter des végétaux appartenant à ces deux groupes.

société végétale qu'est cette forêt en plantant une seule essence, quelque indigène qu'elle soit, pas davantage qu'on ne constitue une société humaine — *mutatis mutandis* — par des médecins ou des charpentiers seulement.

Mieux que toute digression, le bois de Schima fait entrevoir le rôle très important qui, dans nos forêts vierges, doit revenir au rouage de fonctions, à l'aide et l'apport que se prêtent mutuellement, malgré la concurrence, les éléments si nombreux et si divers qui les composent. Jeu d'une extrême complexité se manifestant dans l'action directe des organismes les uns sur les autres, et, en partie aussi, indirectement, par son influence sur le milieu ambiant.

En second lieu, le cas qui fait l'objet de cette simple notice [1]) fait ressortir combien nous sommes éloignés d'une connaissance, même fort élémentaire, des lois de la sociologie végétale qui, en raison de cette grande complexité des rapports, se dérobent à l'expérience.

L'évidence négative fournie par notre bois de Schima pourra être corroborée par des observations faites dans la forêt vierge, observations qui, à leur tour, serviront à préparer la connaissance de ces lois.

Toutefois, pour qu'il en soit ainsi, il faudra ne pas étudier trop exclusivement la concurrence et ses effets, mais, porter l'attention, plus qu'on ne l'a fait jusqu'ici, sur les façons dont les éléments qui composent l'association végétale s'entre-aident. Bref, il faudra occuper, dans l'étude de la forêt équatoriale, un point de vue plus optimiste.

Tjibodas, Juin 1908.

1) D'autres reboisements donnent lieu à des considérations de même ordre. J'en ai moi-même des exemples dans mes annotations; mais aucun d'entre eux ne conduit aussi clairement aux conclusions énoncées ci-dessus.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER ENTWICKLUNG, BAU UND VERTEILUNG DER INFLORESZENZEN VON DUMORTIERA.

Von

A. ERNST,
Zürich.

(Mit 7 Tafeln.)

Die Marchantiaceen zeigen in Form und Bau der Geschlechtsgeneration einen viel einheitlicheren Charakter als die Mehrzahl der übrigen Lebermoose. Der flache, kriechende Thallus ist auf der erdwärtsgekehrten Seite mit blattartigen Schuppen und Rhizoiden besetzt. Seine Rückenseite trägt eine von Lufträumen durchzogene Gewebeschicht, in welche von aussen her Atemkanäle hineinführen. Immerhin findet innerhalb der Familie, von einfachsten Formen ausgehend, eine stufenweise Steigerung der Differenzierung sowohl in der vegetativen, wie namentlich in der generativen Sphäre der Geschlechtsgeneration statt. Ihren Höhepunkt erreicht sie in der Gruppe der *Marchantioideae-Compositae*, deren Hauptmerkmal darin besteht, dass die Träger der Geschlechtsorgane, die männlichen und weiblichen Infloreszenzen (Rezeptakeln), von besonders gestalteten, fertilen Zweigsystemen gebildet werden.

Im Gegensatz zu der Mehrzahl der Lebermoose sind die Marchantiaceen dem Landleben angepasst. Der Lebensweise in einer mehr oder weniger wasserarmen Umgebung entspricht die Ausbildung von zahlreichen, in das Substrat sich versenkenden

Rhizoiden verschiedener Differenzierung, von Ventralschuppen, von Luftkammern an der Thallusoberseite, deren Boden das chlorophyllreiche Assimilationsgewebe entsprosst, und die Ausbildung eines grosszelligen, Wasser und Reservestoffe speichernden, inneren Gewebes. Ventralschuppen, Luftkammerschicht, Assimilationsgewebe und Atemöffnungen fehlen keiner zu den Marchantiaceen gehörigen Pflanze vollständig. Sie sind auch bei derjenigen Gattung nachgewiesen worden, welcher sie nach den Angaben älterer Autoren fehlen sollten, nämlich bei *Dumortiera*. Allerdings sind bei dieser Gattung die charakteristischen Eigentümlichkeiten des Marchantiaceenthallus, die Luftkammerschicht und ihre Atemöffnungen, sehr reduziert und an älteren Thallusteilen vielfach vollkommen verschwunden. Dass sie nicht völlig fehlen, wies zuerst Leitgeb [1]) nach. Er stellte fest, dass die Dorsalseite älterer Thallusstücke von *Dumortiera hirsuta* ganz dieselbe Felderung aufweist, wie sie bei den anderen Marchantiaceen durch die durchscheinenden Scheidewände der Luftkammern hervorgebracht wird. Am Scheitel der jüngsten Thallusteile von *Dumortiera hirsuta* und *irrigua* konnte er eine vollständig normale Anlage der Luftkammerschicht nachweisen. Die einfachen Atemöffnungen und die unter denselben liegenden Luftkammern waren gut zu erkennen. Beim weiteren Wachstum schreitet aber nach seiner Beobachtung die Ausbildung der die Luftkammern überspannenden Decke nicht entsprechend der Verbreiterung der Luftkammern fort, die Atemöffnungen werden verzerrt, die Randzellen zerreissen und in geringer Entfernung hinter dem Scheitel wird die Oberhaut völlig abgeworfen; nur die Kammerwände und die den Boden der Luftkammern bildende Zellschicht bleiben erhalten. Die am ausgewachsenen Thallus als Oberhaut erscheinende Zellschicht bildete also ursprünglich den Boden der Kammerschicht und wird mit dem reduzierten Assimilationsgewebe, das sich über demselben erhebt, erst in Folge der Zerstörung der die

1) Leitgeb, H., Über die Marchantiaceengattung Dumortiera. Flora. 63. Jahrg. 1880. pag. 309.
— — Untersuchungen über die Lebermoose. VI. Die Marchantiaceen. Graz 1881. pag. 14.

Decke bildenden Zellschicht blossgelegt. Die schwache Ausbildung der Luftkammerschicht am Thallusscheitel von *Dumortiera* und ihr gänzliches Verschwinden an älteren Thallusteilen ist als eine *Rückbildung* infolge der im Vergleich zu den anderen Marchantiaceen veränderten Lebensweise von *Dumortiera* anzusehen. Diese Auffassung ist zuerst von Göbel [1]) in eingehender Darstellung vertreten und seither durch andere Forscher [2]) bestätigt worden. Göbel fand die beiden von ihm untersuchten *Dumortiera*arten an feuchten, vielfach von Wasser bespritzten Standorten, im Sprühregen von Wasserfällen, auf Steinen und Böschungen an Bächen. An den von ihm angegebenen, wie an anderen Standorten lebt *Dumortiera* typisch *hygrophil* und dieser Lebensweise entspricht auch ihr abgeänderter, im Vergleich zu den übrigen Marchantiaceen vereinfachter Bau, der sich wieder demjenigen der anderen, ebenfalls vorwiegend hygrophilen Lebermoose nähert. Göbel konnte auch nachweisen, dass die Rückbildung der im Vegetationspunkte angelegten Luftkammerschicht bei den zwei untersuchten Arten (*Dumortiera hirsuta* und *D. spec.*) an den älteren Thallusteilen verschieden weit geht. Für eine andere *Dumortiera*art, *D. trichocephala*, ist seither von Campbell (l. c. pag. 49) das vollständige Fehlen der Luftkammern und Assimilationszellen auch an den jüngsten Partien des Vegetationspunktes berichtet worden, und neuerdings wurde für *Dumortiera hirsuta* von Coker [3]) eine je nach den Standortsverhältnissen verschieden weit gehende Reduktion der xerophytischen Marchantiaceenstruktur festgestellt.

Während die auffällige Rückbildung in der vegetativen Sphäre von *Dumortiera* schon vielfach untersucht und besprochen wor-

1) Göbel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II Bd. Marburg 1891. S. 222/24.
— — Organographie der Pflanzen. Jena 1898. pag. 298.

2) Ruge, G., Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora. 77 Bd. Jahrg. 1893. pag. 293.
Kamerling, Z., Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora 84. Bd. 1897. pag. 26.
Campbell, D. H., The structure and development of Mosses and Ferns. New York. 1905. pag. 49.

3) Coker, W. C., Selected Notes. II. Liverworts. Botanical Gazette. Vol. 36. 1903. pag. 225–229.

den ist, blieb eine ebenso merkwürdige Abweichung von den übrigen höheren Marchantiaceen in der *geschlechtlichen Sphäre* bis jetzt fast unbekannt. Sie betrifft die Gruppierung der Sexualorgane, der Archegonien und Antheridien.

Bei den tieferstehenden Gruppen der Marchantiaceen finden sich sowohl monöcische wie diöcische Vertreter. Mit der Ausbildung besonderer archegonien- und antheridientragender Aeste und Astsysteme bei höherstehenden Formen ist auch der Übergang von der Monöcie zur Diöcie verbunden und für die *Marchantioideae Compositae* ist, wenige Ausnahmen abgerechnet, eine strenge Trennung der sehr verschieden geformten männlichen und weiblichen Geschlechtsstände auf verschiedene Pflanzen Regel. Die Gattung *Dumortiera* zeigt nun auch hierin ein abweichendes Verhalten. Es gehören ihr neben diöcischen auch monöcische Arten an.

Gegenstand meiner Untersuchung bildeten die auf Java vorkommenden *Dumortiera*arten, *D. trichocephala* (Hook.) N. ab E. und *D. velutina* Schiffn.. *D. velutina* ist, wie aus dem Nachfolgenden hervorgehen wird, *diöcisch*, *D. trichocephala monöcisch*. Ausser rein männlichen und weiblichen Infloreszenzen zeigt die monöcische *D. trichocephala* auch in grosser Anzahl *gemischte* (*androgyne*) *Infloreszenzen*, während solche bei der diöcischen *D. velutina* nur vereinzelt vorkommen.

Androgyne Infloreszenzen sind, wie ich nach Durchführung meiner Untersuchung aus der Literatur ersah, schon einmal an *Dumortiera* gefunden worden. Taylor [1]) gab 1834 ihr Vorkommen für die in Irland gesammelte *Dumortiera irrigua* N. ab E. an. Seiner kurzen Angabe sind später weder von ihm noch von anderen Forschern eingehendere Mitteilungen über die Häufigkeit der androgynen Infloreszenzen an den irischen Standorten, noch Untersuchungen über die Gestalt dieser eigentümlichen Infloreszenzen nachgefolgt. Auch am Material von den zahlreichen anderen Standorten, an welchen *Dumortiera* seither gesammelt

1) Taylor Th., De Marchanteis, Transactions of the Linnean Society of London. Vol. XVII. 1834. pag. 375—395.

worden ist, sind, soweit ich die Literatur übersehe, keine Beobachtungen über androgyne Infloreszenzen gemacht worden. Ich werde daher im Nachfolgenden die Morphologie und die Verteilungsverhältnisse der Infloreszenzen an den beiden auf Java vorkommenden *Dumortiera*arten ausführlich besprechen. Eine vorläufige Mitteilung [1]) über die an den javanischen Arten neuentdeckte Androgynöcie ist bereits früher erschienen.

Den Kapiteln über die Sexualstände schicke ich einige Ausführungen über das Vorkommen und die Standorte der *Dumortiera*-arten, sowie über den Bau des Thallus der beiden untersuchten Arten voraus.

I. Die Dumortieraarten des malayischen Archipels.

Die 1824 in den *Hepaticae javanicae* [2]) von Reinwardt, Blume und Nees v. Esenbeck zuerst beschriebene Gattung *Dumortiera* (Marchantiae sp. Sw. 1788, Hygrophyla Tayl. 1836, Hygrophila Mackay 1836, Askepas Griff. 1849) umfasst nach den älteren Florenwerken mehrere Arten, als deren Standorte nasse Felsen und feuchte Erde in wärmeren Gegenden angegeben werden. In seiner „Naturgeschichte der europäischen Lebermoose" beschreibt Nees ab Esenbeck [3]) vier Arten, nämlich *D. irrigua* N. ab E., *D. hirsuta* R. Bl. et N. ab E., *D. nepalensis* N. ab E. und *D. Spathysii* N. ab E. Die *Synopsis Hepaticarum* [4]) von Gottsche, Lindenberg und Nees ab Esenbeck verzeichnet die nachfolgenden Arten:

Dum. irrigua N. ab E. (Irland).

Dum. dilatata N. ab E. (Neuseeland).

Dum. hirsuta R. Bl. et N. ab E. mit den var. latior und

1) Ernst, A., Über androgyne Infloreszenzen bei Dumortiera. Berichte d. deutsch. bot. Ges. Jahrg. 1907. Bd. 25. Heft 8. pag. 455—464.

2) Reinwardt, C. G., Blume, C. L. et Nees ab Esenbeck, C. G., Hepaticae javanicae. Nova Acta Ac. Nat. Cur. XII. pars I. pag. 181—238 et Suppl. pag. 409—417. 1824.

3) Nees ab Esenbeck, Chr. G., Naturgeschichte der europäischen Lebermoose. IV Bd. Breslau 1838.

4) Gottsche, C. M., Lindenberg, I. B. G. et Nees ab Esenbeck, C. G., Synopsis Hepaticarum. Hamburg 1844—1847. pag. 542—546.

angustior. (Jamaica, St. Domingo, Martinique, St. Vinzent, Columbia, Java, Maurizius, Caracas, Peru, Brasilien, Mexiko).

Dum. nepalensis N. ab E. (Nepal).

Dum. trichocephala N. ab E. (Sandwich-Inseln).

Dum. Spathysii N. ab E. (Corfu).

Die hier und in anderen älteren Florenwerken aufgeführten *Dumortiera*arten werden in neuerer Zeit, soweit sie nicht in anderen Gattungen untergebracht werden mussten, (*D. dilatata* = *Monoclea* und *D. Spathysii* = *Spathysia*), vielfach nur als Formen einer oder weniger Arten betrachtet. Stephani [1]) führt in seinen *Species Hepaticarum Dumortiera trichocephala* (Hook.) N. ab E. und *Dumortiera hirsuta* (Sw.) R. Bl. Nees (= *D. irrigua* und *D. nepalensis*) als besondere Arten auf. Schiffner [2]) nennt im *Conspectus Hepaticarum Archipelagi Indici* als einzige Art die *D hirsuta* (Sw.) N. ab E., in der Bearbeitung der *Hepaticae der Flora von Buitenzorg* dagegen vereinigt er *D. hirsuta* (Sw.) R. Bl. Nees mit *D. trichocephala* (Hook.) N. ab E. und beschreibt als neue, ebenfalls auf Java vertretene Art die *D. velutina* Schiffn.

Die zahlreichen *Dumortiera*pflanzen, die ich auf Java und anderen Inseln des malayischen Archipels sammelte und untersuchte, gehören — ein Teil derselben ist von Stephani revidiert worden — sämtlich diesen beiden Species an. Ich gebe im Nachfolgenden die Diagnosen Schiffner's, da in denselben alles Wesentliche enthalten ist, was bis jetzt über diese *Dumortiera*-arten bekannt geworden ist.

I. *Dumortiera trichocephala* (Hook.) N. ab E. (Synon. *D. hirsuta* Auct. quoad plantas plurimas ex Asia tropica) [3]):

„Diöcisch (und autöcisch?). Oft weit ausgedehnte, dunkel-

1) Stephani, F., Species Hepaticarum. Bulletin de l'Herbier Boissier. T. VII. 1899. pag. 222—225.

2) Schiffner, V., Hepaticae in: Natürl. Pflanzenfamilien. I. Teil. 3 Abt. pag. 29.
— — Expositio plantarum in itinere indico annis 1893/4 suscepto collectarum, Denkschriften d. Akad. d. Wiss. 67. Bd. Wien 1899. pag. 156.
— — Conspectus Hepaticarum Archipelagi Indici. Batavia 1898. pag. 45.
— — Die Hepaticae der Flora von Buitenzorg. Leiden 1900. pag. 25.

3) Schiffner, V., Die Hepaticae der Flora von Buitenzorg. pag. 25.

grüne, flache Rasen bildend. Frons sehr gross, oft über 15 cm lang und über 20 mm breit, flach, dichotom und häufig reichlich ventral sprossend mit herzförmigen oder verlängerten Sprossen, ganzrandig, oberseits schön dunkelgrün mit mattem Fettglanze, kugelige Papillen auf der Oberfläche ganz fehlend oder zerstreut (besonders an jüngeren Sprossteilen), nie die ganze Fläche dicht bedeckend. Unterseite blass, nicht gerötet. Ventralschuppen sehr rudimentär, Rhizoiden bleich, sehr reichlich. Fruchtköpfchen auf dickem, erst kurzem, später sehr verlängertem (bis 6 cm), oben durch Spreuschuppen gebärtetem Träger, bis 8 mm breit, anfangs oben gewölbt, später abgeflacht, in der Mitte etwas gebuckelt und dicht mit steifen Borsten besetzt, am Rande bis fast zur Hälfte in 5—12 ziemlich schmale, oft ungleich lange Lappen geteilt, die oberwärts rinnig sind. Unter jedem Lappen eine sackartige, eiförmige, dicht steifborstige Hülle, die breiter ist als der Lappen des Receptaculums und daher diesen überragt. Reife Kapsel auf ziemlich langem Stiele, weit aus der Hülle hervorragend, dunkelbraun, Sporen und Elateren rotbraun, Sporen klein, warzig. Elateren mit breiter, bandförmiger, doppelter Spire. Antheridienscheibe sehr kurz gestielt, etwa 5 mm breit, oberseits meist etwas borstig.

Ist sehr formenreich: Frons sehr gross und breit (a. latior Syn. Hep.) oder schmäler (b. angustior Syn. Hep.), bald mehr dichotom, bald vorwiegend sprossend, bald oberseits ganz kahl, bald mit mehr weniger zahlreichen Papillen, Fruchtköpfchen sehr borstig bis fast kahl."

II. *Dumortiera velutina* Schiffn. [1]):

„Diöcisch. Mit *D. trichocephala* nahe verwandt und mit dieser in Grösse und Tracht übereinstimmend, unterscheidet sich aber durch folgende Merkmale: Frons oberseits sammtartig matt, gleichmässig dicht mit kugeligen Papillen besät. Fruchtköpfchen mehr regelmässig, flach kegelförmig, spärlich borstig oder kahl, am Rande nur seicht eingeschnitten; Lappen breit, an der Spitze ausgerandet und oberwärts nur gegen die Spitze etwas

1) Schiffner, V., l. c. pag. 26.

rinnig. Hüllen ganz unter den Lappen verborgen, sehr spärlich borstig."

Die beiden javanischen *Dumortiera*arten sind, abgesehen von den verschieden gestalteten Infloreszenzen, gewöhnlich auch in sterilem Zustande schon von blossem Auge an ihren vegetativen Merkmalen, im besonderen an der verschiedenen Färbung deutlich zu unterscheiden. Der Thallus von *D. velutina* ist meistens hellgrün, oberseits sammtartig matt, während die Rasen von *D. trichocephala* oberseits dunkel-bis schwarzgrün erscheinen und einen schwachen Fettglanz zeigen. Wie im folgenden Kapitel ausgeführt werden soll, ist die Reduktion der typischen Marchantiaceen-Struktur bei *D. trichocephala* und *velutina* verschieden weit gediehen und der verschiedene Grad der Rückbildung beider Arten steht mit den verschiedenen Standortsverhältnissen in Beziehung. *D. trichocephala* ist feuchtigkeits- und wahrscheinlich auch schattenliebender als *D. velutina*. Sie wird vorwiegend in den Wäldern gefunden und zwar an Bachufern, Böschungen von Wegen, an feuchten Steinen und auf moderndem Holz. Ich sammelte sie ausschliesslich in Bergwäldern, 800 – 2000 m über dem Meere; indessen soll sie, wie Schiffner angibt, in den Wäldern auch bedeutend tiefer, bis 200 m über Meer, herabsteigen. *D. velutina* fehlt in der Wolkenzone der Gebirge. Sie geht dafür in die heisse Region herab, wo sie auch ausserhalb der Wälder, an beschatteten Strassenböschungen, an Quellen und Bächen zu finden ist.

Beide Arten sind in Westjava sehr verbreitet. Die in der älteren Literatur genannten Standorte der *D. trichocephala* (Hook.) N. ab E. [Syn. *D. hirsuta* (Sw.) N. ab E.] finden sich im *Conspectus Hepaticarum Archipelagi Indici* Schiffner's [1]) zusammengestellt. Ich füge den dort und in der Flora von Buitenzorg genannten Standorten der beiden Arten die zahlreichen weiteren bei, an welchen ich selbst von Oktober 1905 bis Juli 1906 die Pflanzen zu meiner Untersuchung gesammelt habe.

I. Standorte der *D. trichocephala* (Hook.) N. ab E.:

1) Schiffner, V., l. c. pag. 46.

1. Im Urwalde von Tjibodas am Gedehgebirge, Westjava. (ca. 1350—1700 m, Nov. 1905 bis Mitte Jan. 1906) an verschiedenen Stellen des Weges nach „Huis ten Bosch" im Terrain III des Waldes; im Gebiete des Tarawas XI Terrain I an den Wegböschungen und auf Steinen in der Nähe von Baum 3208 (*Castanea Tunggurut* Bl.), an Wegböschungen in der Nähe von Baum 3214 (*Tetranthera angulata* Nees), bei den Bäumen 3219 (*Cupania Lessertiana* Camb.) und 3220 (*Platea latifolia* Bl.). Am Wege nach Tjiburrum, zunächst am Wege vom Stationsgebäude Tjibodas hinunter zum Tjiwalen an der Wegböschung, am Ufer des Tjiwalen, von Wasser überrieselt und mit Farnen und Balsaminen überschattet; an den Ufern des Baches im verlassenen Versuchsgarten unterhalb Tjiburrum, an Böschungen und Abhängen des Talkessels von Tjiburrum.

2. An den Böschungen des Strasseneinschnittes über den Poentjak im Megamendonggebirge (hier zusammen mit *D. velutina*) 12. Jan. 1906.

3. Auf Steinen und in einem ausgetrockneten Bachbette am linken Ufer des Tjiapoes am Salak, 18. Febr. 1906.

4. Auf Steinen und feuchter Erde am Innenabhange des Totentales (Sitsimat) im Dienggebirge) 8. April 1906.

5. In Sumatra: An Steinen und Höhlungen der Felswände in der Umgebung des Wasserfalles Ajer tadjoen oberhalb Soengei-Poear am Merapi (Padanger Oberland) 14. Mai 1906; an den Rändern von Gräben und kleinen Bächen, auf Steinen und feuchter Erde am Abhange des Vulkanes Singalang (Padanger Oberland) 24. Mai 1906.

II. Standorte der *Dumortiera velutina* Schiffn.

In Java: 1. An den Wassergräben im botanischen Garten zu Buitenzorg. 16. Jan. 1906.

2. Wegränder und Böschungen von Gräben und Bächen in der Umgebung Buitenzorgs (z. B. bei Kota Batoe) 13. Jan. 1906.

3. In grosser Menge an feuchten, steilen Felswänden am rechten Ufer des Tjiapoes am Salak. 18. Febr. 1906; in grossen Rasen schwach verzweigter, aber sehr stark proliferierender Sprosse, welche infolge der zahlreichen, ventralen Sprosse fast den Habitus von Opuntia oder Halimeda haben.

4. An den Strassenböschungen am Megamendong. 12. Jan. 1906.

5. An den Böschungen des Baches Tjibodas, am unteren Ende des Gartengebietes von Tjibodas im Gedehgebirge, (ca. 1350 m) 24. Dez. 1905.

In Sumatra: 1. Feuchte Wände eines Hohlweges auf dem linken Ufer der Büffelschlucht am Wege von Fort de Kock nach Matoer, 7. Mai 1906.

2. Abstieg von Poentjak boekit nach Bajoer (am See von Manindjau), an Steinen und feuchter Erde am Wege. 9. Mai 1906.

3. An den Felswänden zwischen Kampong tengah und Ajer mantjoer in der Aneischlucht zwischen Padang Pandjang und Padang. 23. Mai 1906.

4. Böschungen eines Hohlweges oberhalb des Dorfes Djao am Wege nach dem Goenong telaga koembang. 22. Mai 1906.

In Lombok: An Gräben und auf feuchten Steinen im Walde von Poesoek. 24. März 1906.

II. Der Bau des Thallus von Dumortiera trichocephala und D. velutina.

Die beiden javanischen *Dumortiera*arten bilden an allen Standorten, die ein andauernd ungestörtes Wachstum erlauben, ausgedehnte flache Rasen, in welchen die jüngsten Sprosstücke stets die absterbenden älteren überdecken. Die Gestalt der einzelnen Sprosse ist je nach den Feuchtigkeits- und Lichtverhältnissen verschieden. Die Verzweigung erfolgt durch Gabelung des Scheitels oder durch ventrale Sprossbildung. Die Art der Verzweigung ist zum Teil von den äusseren Bedingungen abhängig. An schattigen Standorten sind die Sprosse vielfach langgestreckt und mehrmals gabelig gegliedert, an lichtstarken Standorten finden sich dagegen meistens kürzere, gedrungenere, reichlich ventral sprossende Formen, an welchen die einzelnen Gabelsprosse nicht selten herzförmig gestaltet sind. Im allgemeinen bildet *Dumortiera trichocephala* die grösseren Formen. Hie und da findet man regelmässig gegliederte Sprosse, die 20—30 cm lang und bis 3 cm breit sind. Daneben sind auch

schmälere und kürzere Standortsformen häufig, welche in den Dimensionen mit denjenigen von *D. velutina* übereinstimmen. Ausser der verschiedenen Färbung ist ein weiterer, sehr häufig wahrnehmbarer Unterschied der Thallusformen beider Arten, dass die einzelnen Thallusglieder von *D. velutina* meistens lineal (Fig. 1 und 2 Taf. XVIII), diejenigen von *D. trichocephala* dagegen mehr wellig oder am Rande gebuchtet sind (Fig. 18 und 19 Taf. XX). Ausser grösserer Breite und Länge zeigt die Frons von *D. trichocephala* gewöhnlich auch eine grössere Dicke, die Mittelrippe tritt schärfer hervor als bei der anderen Art.

Von den vier Gewebeschichten, obere Epidermis mit Atemöffnungen, Luftkammerschicht mit Assimilationsgewebe, interstizienloses Speicher- und Leitungsgewebe und untere Epidermis, welche auf dem Querschnitt durch den dorsiventralen Thallus anderer Marchantiaceen zu unterscheiden sind, fehlt die obere Epidermis an den ausgewachsenen Thallusteilen von *D. velutina* und *D. trichocephala* vollständig. Die Luftkammerschicht ist in verschiedenem Masse reduziert. Gut ausgebildet ist nur das interstizienlose, grosszellige Thallusgewebe, ferner die untere Epidermis mit ihren Anhangsgebilden, Ventralschuppen und Rhizoiden.

Die Reduktion des Luftkammersystems wird, wie schon von Göbel für die auf Ceylon vorkommenden Formen festgestellt worden ist, durch den Wassergehalt der Umgebung beeinflusst. Sie ist bei der an besonders regenreichen Lagen vorkommenden *D. trichocephala* weitergediehen als bei der auch mit trockenen Standorten vorliebnehmenden *D. velutina*. Dieses Verhalten von *Dumortiera* ist innerhalb der Marchantiaceen nicht völlig isoliert. Auch an anderen Marchantiaceen ist ein grosser Einfluss des Wassers auf das Luftkammersystem festgestellt worden. Göbel [1]) und Ruge [2]) berichten z. B. über eine Wasserform von *Marchantia polymorpha*, bei welcher die untergetauchte Lebensweise die Ausbildung der Luftkammern an manchen Stellen des Thallus

1) Göbel, K., Organographie d. Pflanzen. Jena 1898. pag. 297.
2) Ruge, G., Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora 77. Bd. 1893. pag. 294.

vermindert hatte, während an den mit Luft erfüllten Kammern die Atemöffnungen verschlossen worden waren. Bei *Dumortiera* ist diese Reduktion unter Einwirkung des Wassers weitergegangen. Im Vergleich zu den anderen *höheren* Marchantiaceen weist diese Gattung etwa eine ähnliche Reduktion im inneren Baue auf, wie nach den Untersuchungen von Campbell [1]) und Johnson [2]) die ebenfalls ausgesprochen hygrophile Gattung *Monoclea* zu den niederen Marchantiaceen.

Beschäftigen wir uns vorerst mit dem Thallusbau von *D. velutina*. Die hellgrüne Färbung und das sammtmatte Aussehen der Thallusoberseite dieser Art werden verursacht durch eine grosse Zahl dichtgedrängter, chlorophyllreicher Assimilationszellen von kegel- oder papillenförmiger Gestalt, welche den dicht zusammenschliessenden Zellen einer unteren Zellschicht fast bis zum seitlichen Rande des Thallus hin (Fig. 4 und 5 Taf. XVIII) aufsitzen. Zwischen diesen Assimilationszellen verlaufen (Fig. 7 Taf. XVIII) auf jüngeren und älteren Thallusteilen anastomosierende Leisten aus einer Schicht langgestreckter Zellen. Diese Leisten erzeugen auf der Oberfläche ein allerdings nur mikroskopisch wahrnehmbares Netzwerk von ganz ähnlicher Anordnung und Grösse der Maschen wie sie bei den übrigen Marchantiaceen durch die senkrechten Scheidewände der Luftkammern hervorgerufen werden. Sie repräsentieren mit den kugeligen und papillenförmigen Zellen die reduzierte Luftkammerschicht des Marchantiaceenthallus. Hie und da findet man, besonders an Pflanzen trockener Standorte, auch an den älteren Thallusteilen einzelne Zellen der verschwundenen Epidermis erhalten. Sie erscheinen, an die Zellen der Kammerwände anstossend, als unregelmässig geformte, vielfach blasig aufgetriebene, meistens tote und gebräunte Gebilde. Wie bei den von Leitgeb untersuchten Formen (*D. hirsuta* und *irrigua*) findet man auch bei *D. velutina* unmittelbar am Scheitel etwa Stellen, wo die als Decke der Luftkammerschicht dienende Epidermis noch vollständig, hie und da auch

1) Campbell D. H., The systematic position of the Genus Monoclea. Botanical Gazette. Vol. 25. 1898. pag. 274.

2) Johnson D. S., The development and relationship of Monoclea. Botanical Gazette. Vol. 38. 1904. pag. 199 und 202.

mit undeutlich ausgebildeten oder verzogenen Atemöffnungen sichtbar ist. An den Pflanzen einiger Standorte erschien die Scheitelbucht mit den einzeln oder in Reihen und kleinen Flächen losgelösten Zellen der absterbenden Kammerdecke wie mit einem feinen Spinngewebe überzogen.

Die der obersten Zellschicht aufsitzenden Assimilationszellen, welche die Zellenschnüre und kurzen Zellreihen in den Luftkammern der übrigen Marchantiaceen vertreten, haben in der Flächenansicht Kreisform (Fig. 7 Taf. XVIII), im Thallusquerschnitt (Fig. 3—5 Taf. XVIII und Fig. 12 Taf. XIX) dagegen erscheinen sie in Gestalt kleiner Papillen oder stumpfer Kegel. Sie sind im Vergleich zum übrigen Thallusgewebe von ungewöhnlich kleinen Dimensionen. Ihre Länge beträgt 32—38 μ, ihre Breite zwischen 19 und 26 μ. Sie enthalten in ihrem Protoplasma 4—7 Chlorophyllkörner von scheibenförmiger Gestalt, welche den grössten Teil des Innenraumes anfüllen. Die Membran der Assimilationszellen ist bei *D. velutina* in besonderer Art und Weise beschaffen; sie weist an ihrem Scheitel (Fig. 6 Taf. XVIII) eine grosse Anzahl dichtstehender, halbkugeliger Wärzchen auf.

Die papillenförmigen Assimilationszellen sitzen gleich den Assimilationszellfäden in den Kammern der übrigen Marchantiaceen den Zellen auf, welche ursprünglich den Boden der Luftkammerschicht bilden und die nun infolge der Zerstörung der Epidermis zur Oberhaut geworden sind. Die Zellen dieser Schicht sind niedrig, plattenförmig. Sie schliessen lückenlos zusammen und sind wie die Assimilationszellen fast völlig mit Chlorophyllkörnern angefüllt (Fig. 3 und 4 Taf. XVIII, Fig. 12 Taf. XIX). Zwischen dieser Zellschicht und der unteren Epidermis des Thallus liegt das grosszellige, interstizienlose Gewebe, dessen Mächtigkeit in der Mittelrippe und seitlich derselben am grössten ist und gegen die Ränder hin allmälig bis auf eine einzige Zellschicht abnimmt. Die von der Mitte nach dem Rande abnehmende Höhe dieses Gewebes bedingt die verschiedene Dicke des Thallus. In der Mittelrippe (Fig. 12) mit etwa zehn Schichten solcher Zellen beträgt sie 410 μ, in der etwa fünf Zellschichten enthaltenden Seitenpartie (Fig. 3) 189 μ;

der Thallusrand (Fig. 4 und 5) ist noch 88 μ dick. Hier sind die Zellen der einzigen mittleren Schicht mit einer Höhe von 44 μ nicht wesentlich kleiner als in den Schichten der mittleren Thalluspartien.

Das interstizienlose Gewebe der Mittelrippe dient hauptsächlich als Leitungs-, in den Flügeln vorzugsweise als Speichergewebe. Seine grossen, dünnwandigen Zellen enthalten zahlreiche Stärkekörner, deren Grösse von den Oberflächen-Zellschichten gegen die Mitte des Gewebes hin bedeutend zunimmt. In den mittleren Zellen erreichen die einfachen, halb und ganz zusammengesetzten Stärkekörner Dimensionen von 25 bis 42 μ, also ungefähr die Grösse der Assimilationszellen. An den äusseren Rändern der seitlichen Flügel fehlen den Zellen der mittleren Schicht (Fig. 4 und 5) die von ihren Bildnern umschlossenen, grossen Stärkekörner. An ihrer Stelle finden sich Chloroplasten, die sich in ihrer Grösse wenig von denjenigen der Oberflächenzellen unterscheiden. Die stoffspeichernde Funktion tritt in diesen Zellen zurück; die bessere Durchleuchtung macht am Thallusrande auch die Innenzellen als Assimilationszellen geeignet und daher sind ihre Chromatophoren als Chlorophyllkörner ausgebildet.

In der Mittelrippe (Fig. 12 Taf. XIX) wird der Thallus von einem Strang längsgestreckter, im Querschnitt enger Zellen durchzogen, denen Stärke völlig fehlt und die offenbar der Stoffleitung dienen. Ihre Längswände weisen zahlreiche, schmale Tüpfel auf. Von der Oberflächenschicht ist dieser Strang durch einige stärkeführende Schichten getrennt, er reicht dagegen bis zur kleinzelligen Epidermis hinunter. In verschiedenen Präparaten habe ich in den Zellen dieses mittleren Stranges Pilzhyphen wahrgenommen, so dass *Dumortiera*, entgegen der Angabe Golenkin's [1]), wahrscheinlich auch zu den verpilzten Marchantiaceen zu rechnen ist. In gleicher Weise wie bei den von ihm untersuchten pilzhaltigen Arten von *Preissia*, *Marchantia*, *Fegatella* u. s. w. sind auch bei *D. velutina* die Pilzzellen im Vorkommen streng

1) Golenkin, M., Die Mycorrhiza ähnlichen Bildungen der Marchantiaceen. Flora. 90. Bd. Jahrg. 1902. pag. 211.

lokalisiert. Dagegen fehlen dem pilzhaltigen Gewebe die für die obigen Gattungen angegebenen rot-violetten Zellwände.

Schleimhaltige Gänge oder durch besondere Gestalt charakterisierte Schleimzellen fehlen dem Thallus von *D. velutina* ebenfalls. Dagegen enthält das Speichergewebe hie und da Zellen, welche als Behälter der für die Marchantiaceen typischen Oelkörper dienen. Die Oelkörper treten in verschiedener Gestalt auf. Der in Figur 14 Taf. XIX dargestellte Oelkörper hat die Gestalt einer Hohlkugel. Der innere Rand derselben ist scharf abgegrenzt. In den mit Flemmingschem Gemisch fixierten und mit dem Flemmingschen Dreifarbengemisch gefärbten Präparaten sind in der schwach gefärbten Hülle der Oelkörper zahlreiche grössere und kleinere intensiver gefärbte Kugeln sichtbar, welche einer Grundsubstanz eingebettet erscheinen. Es zeigen die Oelkörper von *D. velutina* ähnliches Aussehen wie diejenigen der von Garjeanne [1]) untersuchten Jungermanniaceen. Die Grösse der oelkörperführenden Zelle ist in dem in Fig. 14 dargestellten Beispiel 106 bis 115 μ, der Oelkörper hat 74 bis 78 μ Durchmesser. Eine benachbarte Zelle enthielt einen Oelkörper von länglicher Gestalt mit 74 μ Breite und 112 μ Länge.

Die untere Epidermis des Thallus besteht wieder aus kleinen, plattenförmigen Zellen, welche reichlich Chlorophyllkörner enthalten, die namentlich an der Aussenwand aufgestellt sind. Viele dieser Zellen sind frühzeitig zu Initialen von Rhizoiden oder Ventralschuppen geworden. Beiderlei Anhangsgebilde treten auf der Unterseite der Sprosse von *D. velutina* in sehr grosser Anzahl und, im Gegensatze zu den Angaben älterer Autoren für andere Formen der Gattung, in ähnlicher Anordnung auf, wie bei den typisch gebauten Marchantiaceen. In besonders grosser Zahl befinden sich die Schuppen an der Mittelrippe. An älteren Thallusteilen verlaufen ihre Ansatzstellen, wie am frischen und am fixierten Material schon von blossem Auge erkannt werden kann (Fig. 1 und 2 Taf. XVIII), zunächst der Mittelrippe parallel und dann in einem zum Thallusscheitel

1) Garjeanne, A. J. M., Die Ölkörper der Jungermanniales. Flora. 92 Bd. 1903. pag. 462.

spitz konvexen Bogen gegen den Rand des Thallus hin, um in der Regel in der Mitte der Laminarteile zu endigen. Ihre Flächen bilden, soweit sie der Mittelrippe anliegen, zusammen mit der Furche in deren Gewebe einen gewölbten Kanal, in welchem das dichte Büschel der an der Mittelrippe entspringenden Rhizoiden verläuft, und in welchen auch die längeren der unter den Ventralschuppen und an anderen Stellen der Thallusunterseite entspringenden Rhizoiden eintreten. Ausser den von der Mittelrippe ausgehenden Ventralschuppen sind andere, meistens schwächer ausgebildete auch in den seitlichen Partien vorhanden und eine grosse Anzahl nimmt am Rande der Scheitelbucht ihren Ursprung (Fig. 16 Taf. XIX und Fig. 8 Taf. XVIII). Die meisten Ventralschuppen sind niedrig und, wie Querschnitte zeigen (Fig. 9 Taf. XVIII), einschichtig, nur an wenigen Stellen zweischichtig. An alten Thallusteilen sind sie nur als bogenförmige, von der Mittelrippe gegen den Rand hin verlaufende, niedrige Leisten vorhanden. Netzartige Verbindungen dieser Leisten, wie sie von älteren Autoren angegeben wurden, sind nirgends vorhanden. Die Zellen der Ventralschuppen sind ohne Chlorophyll und Stärke, ihre Membranen meistens sehr dünn und weder gebräunt noch gerötet.

Die grosse Mehrzahl der in der medianen Ventralrinne verlaufenden Haarwurzeln sind typische *Zäpfchenrhizoiden*, deren Vorkommen bei *Dumortiera*arten früher vielfach und auch neuerdings wieder von Göbel [1]) in Abrede gestellt worden ist. Der Durchmesser dieser Rhizoiden beträgt 12,8 bis 22,4 μ. Die Anzahl der zäpfchenförmigen Membranverdickungen (Fig. 11 Taf. XVIII) ist nicht geringer als bei anderen Marchantiaceen. Mit den Zäpfchenrhizoiden kommen im zentralen Strang nur wenige *glatte Rhizoiden* von ungefähr gleichem Durchmesser vor. In grösserer Zahl finden sich dieselben dagegen an den seitlichen Partien des Thallus. Ausser diesen beiden für die anderen Marchantiaceen typischen Arten von Haarwurzeln weist *D. velutina* noch eine dritte Kategorie von Haarbildungen auf, welche eben-

1) Göbel, K., Archegoniatenstudien. XII. Über die Brutknospenbildung und die systematische Stellung von Riella. Flora 98 Bd. 1908. pag. 323.

falls als Rhizoiden bezeichnet werden können, obschon sie nicht immer deren Funktionen ausüben. Sie unterscheiden sich von den glatten und den Zäpfchenrhizoiden (Fig. 13 Taf. XIX) durch braune Färbung, einen bedeutend grösseren Durchmesser (26—42 μ) und die auffallend stark verdickte Membran. Sie sind bedeutend kürzer als die anderen Formen der Rhizoiden. Die Dicke ihrer Membran beträgt an den basalen Partien 3—4 μ. Nach dem Scheitel hin wird die Membran dünner und am Scheitel ist sie vielfach verquollen und völlig farblos. Auf der Unterseite des Thallus von *D. velutina* finden sich diese borstenförmigen Haarwurzeln vorwiegend im zentralen Strang, untermischt mit den Zäpfchenrhizoiden und den wenigen dünnwandigen, glatten Rhizoiden. Weniger häufig entsprossen sie auch der Unterseite der Thallusflügel. Während die glatten und die Zäpfchenrhizoiden in ihrem Vorkommen auf die Unterseite des Thallus, die Rinne der Infloreszenzstiele, sowie die Unterseite der Infloreszenzen beschränkt sind, finden sich die borstenförmigen Rhizoiden auch auf der Thallusoberseite, im besonderen in der Umgebung junger Infloreszenzen, sowie auf der Oberseite der Infloreszenzen, allerdings in geringerer Anzahl als es bei *D. trichocephala* der Fall ist.

Der anatomische Bau des Thallus von *D. trichocephala* unterscheidet sich von demjenigen der *D. velutina* hauptsächlich in der weitergehenden Reduktion der Luftkammerschicht und ihres Assimilationsgewebes. An den jüngsten Partien des Thallus, in der Umgebung des Vegetationspunktes und an den dünnen Flügeln der Scheitelbucht ist ähnlich wie bei den entsprechenden Teilen von *D. velutina* noch die Felderung der Oberfläche durch anastomosierende Leisten (Fig. 30 Taf. XXI) sichtbar. Innerhalb dieses Maschennetzes finden sich dagegen nur wenige, papillenförmige Assimilationszellen vor. Die eigentliche Epidermis mit ihren Atemkanälen oder Reste derselben auf den Leisten der Kammerwände, wie sie bei *D. velutina* wahrnehmbar sind, wurden trotz der Untersuchung eines reichen Materials bei dieser Art niemals beobachtet. An den älteren Teilen der Pflanze sind auch die Zelleisten und Assimilationszellen völlig ver-

schwunden (Fig. 28 Taf. XXI). Es stimmen hierin die von mir untersuchten Pflanzen völlig mit der von Campbell beschriebenen *D. trichocephala* von den Hawai-Inseln überein. Sie unterscheiden sich von derselben dagegen durch das Vorkommen einer Felderung und den Besitz weniger Assimilationszellen an den jüngsten Thallusteilen, während Campbell (l. c. pag. 49), ebenfalls nach einer Untersuchung frischen Materials, angibt, den Thallus der untersuchten Pflanzen am Scheitel wie an den älteren Teilen ohne jede Spur einer Felderung gefunden zu haben. Es würde dies, die Richtigkeit seiner Wahrnehmung vorausgesetzt, dafür sprechen, dass durch die Anpassung an bestimmte äussere Bedingungen nicht nur im Laufe der Phylogenie der Bau von *Dumortiera* verändert worden ist, sondern auch jetzt noch im gleichen Sinne wirkende Faktoren in der Richtung, welche der Reduktionsvorgang innerhalb der Gattung genommen hat, auf die Pflanzen der einzelnen Standorte einzuwirken vermögen. Dass die Ausbildung des Thallus nicht an allen Standorten übereinstimmend erfolgt, geht auch aus den Beobachtungen von Coker (l. c. pag. 222—229) hervor, nach welchen bei *D. hirsuta* Ausbildung der Kammern am Scheitel der Sprosse, sowie Areolation durch erhalten gebliebene Seitenwände an den älteren Teilen von Pflanzen trockener Standorte vorkommen, während sie denjenigen wasserreicher Standorte fehlen sollen.

Bei allen Wachstumsformen von *D. trichocephala* ist die ursprünglich den Boden der Luftkammern bildende Zellschicht zur eigentlichen Oberflächenschicht geworden. Die Zellen derselben sind an den seitlichen Teilen isodiametrisch, über der Mittelrippe des Thallus dagegen in dessen Längsrichtung gestreckt. Die Aussenwände der kleinen, dicht zusammenschliessenden Zellen (Fig. 31) sind kaum merklich nach aussen vorgewölbt und mit einer vollkommen durchgehenden, deutlich nachweisbaren, dünnen Cuticula überzogen. Die Oberfläche des Thallus erscheint, infolge des Mangels vorragender Assimilationszellen, im Vergleich zu derjenigen von *D. velutina* völlig glatt und nicht matt, sondern glänzend. An Stelle des verschwundenen

Assimilationsgewebes haben die nunmehrigen Oberhautzellen, sowie die Zellen der nächstfolgenden, ebenfalls kleinzelligen Schicht die Hauptassimilationstätigkeit übernommen. Sie sind gleich typischen Assimilationszellen dicht mit Chlorophyllkörnern erfüllt. In dem interstizienlosen, zentralen Gewebe enthalten die in kleiner Zahl vorhandenen Chromatophoren wie bei *D. velutina* grosse Stärkekörner. Diese erreichen ebenfalls nicht selten 30 μ Durchmesser. Oelkörper führende Zellen sind wie bei *D. velutina* zwischen den Stärke speichernden häufig. Besonders gestaltete Schleimzellen oder Schleimgänge treten auch bei dieser Art nicht auf. Die Anzahl der Zellschichten des interstizienlosen Gewebes ist in den mittleren Thallusteilen grösser als bei *D. velutina* und daher die Dicke des Thallus beträchtlicher. Meistens ist hier (Fig. 27 Taf. XX) der Thallus doppelt so dick als an den seitlichen Flügeln (778 μ—398 μ). Gegen die Seitenränder hin nimmt, wie bei *D. velutina*, die Anzahl der inneren Zellschichten ab. In den dünneren Randpartien (Fig. 31 Taf. XXI) fehlen den Zellen die grossen Stärkekörner. Sie enthalten, wie die Zellen der oberflächlichen Schichten, vorwiegend Chlorophyllkörner.

Die untere Epidermis besteht aus isodiametrischen Zellen, welche in Grösse und Gestalt mit denjenigen der Oberseite übereinstimmen (Fig. 29 Taf. XXI). An aufgehellten Flächenschnitten werden bei tiefer Einstellung unter denselben die weitmaschigen Zellen des inneren Gewebes sichtbar. Adern, welche auf der Unterseite von der Mittelrippe auslaufend sich verzweigen und durch Anastomosen verbunden sind, finden sich auch bei dieser Art weder an alten noch an jungen Thallusteilen.

In der unteren Epidermis und der nächstfolgenden, ebenfalls kleinzelligen Schicht liegen die Initialen der Rhizoiden und der Ventralschuppen. Die Anordnung von Schuppen und Rhizoiden ist von derjenigen bei *D. velutina* nicht verschieden. In grösster Zahl sind die niedrig bleibenden Schuppen wieder zu Seiten der Ventralrinne der Mittelrippe vorhanden (Fig. 27 Taf. XX und Fig. 35 Taf. XXII). Sie fehlen aber auch den seitlichen Partien des Thallus nicht. Auch bei *D. trichocephala* besteht der in der

medianen Ventralrinne verlaufende Rhizoidenstrang vorwiegend aus Zäpfchenrhizoiden. Ihr Durchmesser beträgt 16—24 μ, die Dicke der Membran ist gewöhnlich 3 μ, kann aber auch bis auf die Hälfte heruntergehen. Die ins Zellumen vorragenden Zäpfchen (Fig. 49 Taf. XXIII) sind zahlreich und gut ausgebildet. Der Durchmesser der glatten Rhizoiden, welche namentlich unter den seitlich inserierten Ventralschuppen und an den Flügeln des Thallus entspringen (Fig. 29 Taf. XXI), ist gewöhnlich 16 μ. Ihre Membrandicke ist verschieden, vielfach gleich wie bei den Zäpfchenrhizoiden, manchmal auch dünner. Ungewöhnliche Dimensionen erreichen dagegen die Haargebilde der dritten Art, die borstenförmigen Rhizoiden. Ihr Durchmesser beträgt an der Basis 35—75 μ. Die Membran ist intensiv braun gefärbt, glatt und 6—10 μ dick. Wie bei *D. velutina* finden sich die borstenförmigen Rhizoiden mit den anderen untermischt im zentralen Strang in grosser Zahl vor, ferner entspringen sie den peripherischen Partien der Thallusunterseite (Fig. 29 Taf. XXI) und, in viel grösserer Anzahl als bei der anderen Art, auch der Oberseite der vegetativen und fertilen Sprosse. Auf der Oberseite vegetativer Sprosse finden sie sich vorwiegend in der Umgebung junger Antheridien-und Archegonienstände (Fig. 21 Taf. XX, Fig. 36 u. 38 Taf. XXII). Der in die Oberflächenzellschicht eingesenkte Fuss dieser Borsten (Fig. 32 u. 33 Taf. XXI) ist meistens viel breiter als die benachbarten Oberhautzellen. Die Cuticula der verdickten Borstenwand geht in diejenige der benachbarten Epidermiszellen über, die übrigen Schichten setzen sich in die Radialwände des Fussteiles der Borstenzelle selbst fort. Die auf der Unterseite des Thallus zur Entwicklung kommenden borstenförmigen Rhizoiden beteiligen sich wahrscheinlich an den Funktionen der übrigen Rhizoiden. Die *Dumortiera*arten, im besondern *D. trichocephala*, gehören zum dritten der von Kamerling [1]) aufgestellten biologischen Haupttypen der Marchantiaceen, zu den echten Hygrophilen. Sie kommen an sehr feuchten, schattigen Orten vor,

1) Kamerling Z., Zur Biologie und Physiologie d. Marchantiaceen. Flora 84 Bd Jahrg. 1897 pag. 26.

wo infolge der geringen Luftbewegung die Verdunstung sehr herabgesetzt ist, die Anforderungen an das Leitungssystem also sehr schwach sind. Die Entwicklung der Zäpfchen ist eine etwas geringere als bei weniger hygrophilen Formen, die Wände der Rhizoiden dagegen sind stark und collabieren nicht. In dieser Beziehung sind gerade die borstenförmigen Rhizoiden am vollkommensten entwickelt. Für die Beziehung der Ausbildung borstenförmiger, dickwandiger Haarbildungen zur hygrophilen Lebensweise spricht ferner die Tatsache, dass diese Art von Rhizoiden bei der hygrophilen, im Vergleich zu anderen Marchantiaceen im Thallusbau ebenfalls stark reduzierten *Monoclea* auch vorkommen und die Borstenhaare wiederum nicht nur auf der Unterseite des Thallus, sondern wie bei *Dumortiera* auch aus den Randzellen der Vorderbucht und aus Zellen der Oberseite entsprossen.

III. Bau und Entwicklung der männlichen und weiblichen Infloreszenzen von Dumortiera trichocephala und velutina.

Die männlichen und weiblichen Infloreszenzen von *Dumortiera* sind, wie von Leitgeb [1]) und Göbel [2]) angegeben worden ist, nach dem Typus derjenigen der *Marchantioideæ Compositæ* gebaut. Sie sind zusammengesetzte, kurzästige Sprossysteme. Entwicklung und Bau der Infloreszenzen von *D. trichocephala* und *D. velutina* stimmen in den Hauptzügen mit den Angaben der genannten Forscher sowie denjenigen Schiffners und Stephanis [3]) überein. Die nachfolgenden Ausführungen bestätigen und erweitern ihre Angaben.

Die jungen *Antheridienstände* von *D. trichocephala* und *D. velutina* liegen dem Thallus in Gestalt hellgrüner, oft gelblich grüner, kreisrunder oder ovaler, nur selten am Rande schwach gebuchteter Scheiben an (Fig. 19 Taf. XX, Fig. 36 Taf. XXII).

1) Leitgeb H., Untersuchungen über die Lebermoose. Bd. VI. Die Marchantiaceen. pag. 127.

2) Göbel K., Organographie der Pflanzen, Jena 1898. pag. 311/12.

3) Stephani F., Species Hepaticarum. Bulletin de l'Herbier Boissier. T. VII 1899. pag. 223.

Die Oberseite ist am Rande leicht erhöht und gegen das Zentrum hin etwas vertieft. Die Mitte wird bei vielen Antheridienständen von einer kleinen, kegelförmigen Spitze eingenommen, bei anderen ist sie leicht grubig vertieft (Fig. 2 Taf. XVIII). An älteren Ständen, in welchen die Entwicklung der Antheridien weit vorgeschritten ist, hat die Oberfläche des Standes durch papillenartige Hervorwölbungen des Gewebes um die Mündungen der Antheridienbehälter (Fig. 22 Taf. XX) rauhe Beschaffenheit. Papillenförmige Assimilationszellen und den Kammerwänden entsprechende Zelleisten fehlen nicht nur auf den jungen männlichen Infloreszenzen von *D. trichocephala*, sondern auch auf denjenigen von *D. velutina* fast vollständig, während doch diese Art an den vegetativen Thallusteilen solche Leisten reichlich ausbildet. Auf Querschnitten durch junge Antheridienstände von *D. velutina* erkennt man (Fig. 10 Taf. XVIII), wie von den Oberflächenzellen einige wenige durch Teilung eine halbkugelige oder kegelförmige Assimilationszelle gebildet haben. Die anderen sind ungeteilt geblieben und weisen die Gestalt gewöhnlicher Epidermiszellen auf oder sind durch stärkere Vorwölbung der Aussenwand selbst mehr oder weniger zu einer Papille ausgewachsen. Die Zellen dieser wie der nächstunteren Schichten sind ähnlich den oberflächlichen Schichten der vegetativen Sprosse chlorophyllhaltig. Auf der Oberseite der männlichen Stände von *D. trichocephala* (Fig. 37 Taf. XXII) sind papillenartig vorgewölbte Assimilationszellen noch seltener als bei *D. velutina*, dagegen ist der Rand der männlichen Stände der ersteren Art mit einer grossen Zahl gerade abstehender, steifer Borstenhaare bedeckt, während diese bei *D. velutina* nur einen dünnen, peripherischen Kranz bilden (Fig. 2 Taf. XVIII).

Auf der Unterseite der männlichen Infloreszenzen und am Stielansatz sind, namentlich bei *D. velutina*, zahlreiche Ventralschuppen ausgebildet, von denen die äussersten über den Rand des Antheridienstandes vorragen. Zwischen den Ventralschuppen und vielfach auch aus ihrem unteren Rande entspringen Rhizoiden (Fig. 34 Taf. XXI), deren Membranen an den basalen Teilen völlig glatt, an den übrigen Teilen mit Zäpfchen versehen sind.

Bei *D. trichocephala* werden die Ventralschuppen grösstenteils durch die dicken Borsten vertreten, die auch auf der Seitenfläche des Standes (Fig. 19 und 22 Taf. XX) häufig sind.

Die *Antheridien* liegen in von unten nach oben meistens auswärts divergierenden Höhlungen des Oberflächengewebes. Ihre Entwicklung beginnt an den jungen Rezeptakeln in der Mitte des ganzen Sprossystems und schreitet von derselben gegen die an der Peripherie liegenden, wachstumsfähigen Scheitel hin fort (Fig. 23 Taf. XX und Fig. 47 und 48 Taf. XXIII). Oberflächenansichten aufgehellter Antheridienstände oder gute Querschnitte zeigen also die grössten und in der Entwicklung der Spermatozoiden am weitesten vorgeschrittenen Antheridien meistens nach innen, die jüngsten und kleinsten nach aussen gekehrt. Eine Anordnung der Antheridien in engere Gruppen ist nicht zu erkennen. Sie schliessen vielmehr ziemlich dicht zu einem einheitlichen Ring zusammen, sodass aus ihrer Stellung (Fig. 47) kein Schluss auf die Anzahl der den Antheridienstand zusammensetzenden Strahlen gezogen werden kann. Leider fehlen auch sonst alle Merkmale zur Bestimmung derselben.

Zwischen den Antheridien erblickt man, namentlich an jungen Rezeptakeln, im Gewebe versenkt zahlreiche, ziemlich regelmässig über die ganze Oberfläche verteilte, ölkörperhaltige Zellen (Fig. 36 Taf. XXII). Die Schnitte durch junge Antheridienstände eignen sich vorzüglich zum Studium der Entwicklung der Oelkörper. Diese stimmt mit derjenigen bei anderen Marchantiaceen, bei denen sie schon von Pfeffer [1]) und anderen Forschern eingehend untersucht worden ist, in den Hauptzügen überein. Die jungen, einen Oelkörper erzeugenden Zellen (Fig. 26 Taf. XX) zeichnen sich durch einen dicken Wandbelag körnigen Plasmas aus, in welchem der grosse Zellkern enthalten ist. Der Wandbelag umschliesst den Oelkörper; bei der Präparation erfährt dieser infolge der Einwirkung wasserentziehender Stoffe (Alkohol) eine leichte Kontraktion. Seine Gestalt lässt aber erkennen, dass er vorher den ganzen Vakuolenraum angefüllt haben muss.

1) Pfeffer W., Die Ölkörper der Lebermoose. Flora 1874. pag. 35.

Auch die älteren männlichen Rezeptakeln scheinen meistens dem Thallus in seiner Scheitelbucht aufzusitzen. Sie sind aber, wie an Längsschnitten (Fig. 15 Taf. XIX, Fig. 23 Taf. XX) zu erkennen ist, gestielt. Der Stiel bleibt stets kurz und gedrungen, seine Länge ist manchmal nur gleich der Dicke des Thallus, in anderen Fällen 2—6 mm. An seiner Oberfläche sind die zwei mit Rhizoiden, Borsten und Schuppen besetzten und teilweise damit erfüllten Rinnen deutlich zu erkennen.

Die *weiblichen Infloreszenzen* von *D. trichocephala* und *D. velutina* sind schon in den ersten Entwicklungsstadien leicht von den männlichen zu unterscheiden. Sie sitzen zwar ebenfalls dem Thallus dicht auf, unterscheiden sich von jenen aber sowohl in Färbung wie Gestalt. Sie sind dunkelgrün gefärbt und auf der Oberseite fast halbkugelig gewölbt (Fig. 20 Taf. XX). Leistenbildungen fehlen auf ihrer Oberfläche vollständig und Assimilationszellen sind nur ganz vereinzelt, etwa wie an den Antheridienständen, vorhanden. Bei *D. velutina* bleibt später die Oberseite der weiblichen Stände am Rande fast flach und wird nur in der Mitte kegelförmig erhöht; die jungen Hüte von *D. trichocephala* dagegen sind bis an den Rand hin gewölbt und in der Mitte stumpf kegelförmig oder unregelmässig buckelig erhöht. Die Strahlen, welche den Hut zusammensetzen, sind, wie es Leitgeb auch für *D. irrigua* beschrieb, oberseits in ihrem radialen Verlaufe furchenartig vertieft, sodass die Oberfläche der Scheibe, seitlich der Mittellinie der einzelnen Strahlen, radial verlaufende Leisten zeigt, welche in eine wellige, in den Strahlen etwas nach aussen vorspringende Randleiste einmünden. Der Hutrand ist an jungen Ständen von *D. velutina* völlig glatt, an älteren leicht gebuchtet (Fig. 1 und 2 Taf. XVIII). Auch bei *D. trichocephala* ist zur Zeit der Archegonium-Reife und Befruchtung die Buchtung des Hutrandes (Fig. 38 Taf. XXII) noch gar nicht, oder erst wenig wahrnehmbar. Unter jedem Strahl befindet sich eine Hülle, welche an den Rezeptakeln der beiden Arten in verschiedenem Masse und bei jeder Art auch je nach dem Stadium der Fruchtentwicklung mehr oder weniger nach aussen und seitlich über den Strahl hervortritt.

Die Hüllen (Perichätialhüllen) umschliessen je eine Gruppe von 6—10 *Archegonien* (Fig. 39—41 Taf. XXII), deren Hälse vor der Befruchtung durch eine schmale, spaltenförmige Oeffnung der Hülle nach aussen gerichtet sind. Die Archegonien zeichnen sich durch auffallend lange Hälse aus (Fig. 42 und 43). Einzelne derselben sitzen auf kurzen Stielen; ein Perianth wird an ihrer Basis nicht ausgebildet.

Bei beiden Arten ist die Unterseite der weiblichen Infloreszenzen nicht nur in der Umgebung des Stielansatzes reichlich mit Ventralschuppen besetzt (Fig. 44 Taf. XXII), sondern zeigt solche auch in grosser Anzahl in den peripherischen Partien, zwischen den Perichätialhüllen. Namentlich bei *D. velutina* treten diese Schuppen in grosser Zahl und bedeutender Grösse auf und ragen weit über den Rand des Standes hervor. An einem der untersuchten jungen Archegoniumstände mit 865—1038 μ Durchmesser ragten die Ventralschuppen 350—520 μ weit über den Rand des Standes hinaus und umgaben denselben wie eine Manchette; zwischen den Schuppen mündeten die Hälse der Archegonien nach aussen. Bei *D. velutina* bleibt die Oberseite des weiblichen Standes jederzeit glatt. Bei *D. trichocephala* dagegen stehen auf der ganzen Oberseite zahlreiche steife Borstenhaare, welche sich von denjenigen der männlichen Stände durch bedeutendere Länge unterscheiden. Sie sind ähnlich wie am vegetativen Thallus mit einem breiten und oft ins subepidermale Gewebe vordringenden Fuss zwischen die benachbarten kleinen Oberflächenzellen eingesenkt (Fig. 33 Taf. XXI, Fig. 41 Taf. XXII).

Nach der Befruchtung nimmt während der Sporogoniumentwicklung der gesamte Hut der weiblichen Infloreszenz am Wachstum intensiven Anteil. Mit der Entwicklung der Sporogonien und der sie umschliessenden Hüllen treten auch die Strahlen des Hutes, an deren Unterseite gewöhnlich je ein Sporogonium zur Entwicklung gelangt, am Rande stärker hervor (Fig. 52 und 52*a* Taf. XXIV). Auf Querschnitten durch weibliche Infloreszenzen dieses Stadiums ist die Anzahl der Strahlen leicht zu bestimmen (Fig. 46 Taf. XXIII). Um den

Stiel mit seinen zwei von Rhizoiden erfüllten Rinnen liegen die Querschnitte zahlreicher (in der Zeichnung nicht eingetragener) Ventralschuppen und, in einem Kreise ziemlich regelmässig angeordnet, die Querschnitte durch die isolierten Hutlappen. Auf dem in Figur 46 dargestellten Schnitt erscheinen dreizehn isolierte Strahlen, von denen einer in Wirklichkeit aus dreien besteht, welche erst in den Schnitten durch die tieferen Partien getrennt erscheinen. Die Gesamtzahl der Strahlen dieses Hutes betrug 15.

Die Streckung des zweirinnigen Trägers der Infloreszenz findet während der Ausbildung der Sporogonien zuerst sehr langsam statt. Erst später erfolgt rasch die Hauptstreckung, durch welche er eine Länge von 5—10 cm erreicht. Schon bevor die Streckung des Rezeptakelträgers vollendet ist, ragen die länglichen Kapseln der Sporogonien aus den Perichätialtaschen heraus.

Die Sporogonien zeigen wie bei anderen Marchantiaceen die bekannte Differenzierung in Kapsel und Fuss (Fig. 17 Taf. XIX und Fig. 44 Taf. XXII). Die Kapselwand besteht aus Zellen mit ring- und spiralförmigen Verdickungsleisten der Membran. Bei der Reife springt die Wand vom Scheitel bis zur Mitte in vier bis sechs ungleich grosse Lappen auf. Die Sporenreife findet erst sehr spät statt. Wenn die Hauptstreckung des Stieles erfolgt, hat die Tetradenteilung der Sporenmutterzellen noch nicht in allen Sporogonien stattgefunden. Die Elateren der reifen Kapsel haben eine Länge von 440 bis 820 μ, und in ihrer Mitte eine Breite von 16—20 μ. Ihre Membran hat zwei Spiralbänder. Die Sporen sind einzellig, von tonnenförmiger Gestalt. Ihre Länge beträgt 45 bis 60 μ, ihre Breite 35—50 μ. Eine Keimung innerhalb des Sporogoniums, wie bei einigen anderen feuchtigkeitsliebenden Lebermoosen, findet nicht statt.

IV. Die androgynen Infloreszenzen.

Ausser männlichen und weiblichen Sexualständen von der beschriebenen Entwicklung und Gestalt finden sich, sehr zahlreich bei *D. trichocephala*, mehr ausnahmsweise auch bei *D.*

velutina, gemischte Infloreszenzen, d.h. fertile, zu Trägern von Geschlechtsorganen gewordene Sprossysteme, an welchen nicht alle Aeste (Strahlen) Geschlechtsorgane gleicher Art tragen.

Das Vorkommen androgyner Infloreszenzen ist in der Literatur, ausser den Angaben Taylors für Dumortiera, für eine weitere Gattung der *Marchantioideae Compositae,* für *Preissia commutata,* schon mehrfach angegeben worden.

Preissia ist diöcisch, zeigt aber gelegentlich monöcische Formen, und von Schmidel, Bischoff, Taylor, in neuerer Zeit von Göbel [1]) und Leitgeb [2]), sind auch androgyne Rezeptakeln beobachtet worden. Göbel fand unter einer grossen Anzahl junger Hüte von *Preissia* einen einzigen androgynen Stand, welcher in seiner vorderen Hälfte auf der Oberseite Antheridien, in der hinteren Hälfte dagegen auf der Unterseite Archegonien trug. Leitgeb sammelte in der Nähe von Graz einmal einen grossen *Preissia*-rasen, welcher ausschliesslich androgyne Infloreszenzen aufwies und später, in Kultur genommen, auch im folgenden Jahre wieder solche bildete. An allen Infloreszenzen dieses Rasens war ausnahmslos die vordere Hälfte weiblich, die hintere männlich. In der ersteren waren zwei Archegoniumgruppen vorhanden, die nach Lage und Stellung vollkommen den beiden vorderen Archegoniumgruppen normaler Infloreszenzen entsprachen. Die hintere Hälfte der Scheibe trug auf ihrer Oberseite die eingesenkten Antheridien. Wie der normale männliche Stand zeigte auch der männliche Teil der gemischten Scheibe einen dünnen Randsaum, der nur nach hinten in der Scheibenebene lag, beiderseits aber nach unten eingeschlagen war und bis an die Archegoniumgruppe hinreichte.

Da das typische *Preissia*-Receptaculum nur ein wenig verzweigtes Sprossystem mit vier Gabelästen darstellt, ist die Anordnung der männlichen und weiblichen Anteile im gemischten Stand, wie die Gesamtform desselben, wesentlich einfacher, als bei den Dumortieraarten.

1) Göbel K., Über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten d. botan. Institutes in Würzburg, II. Bd. Heft III, 1880. pag. 372.

2) Leitgeb H., Untersuchungen über die Lebermoose, VI. Heft. Die Marchantiaceen. Graz. 1881, pag. 112.

Die Anzahl der Äste in den fertilen Sprossystemen von *Dumortiera* ist nicht so leicht festzustellen, wie bei den *Marchantia*arten und anderen Vertretern der Marchantiaceen. Völlig unsicher ist die Anzahl der in der Antheridienscheibe miteinander vereinigten Auszweigungen des Thallus, da am Rande der kreisrunden oder elliptischen Infloreszenz regelmässige Lappenbildungen fehlen und, wie wir gesehen haben, auch die Antheridien gewöhnlich nicht in strahlenmarkierenden Gruppen verteilt sind, sondern in einem fast ununterbrochenen Ringe vorkommen (Fig. 47). Dagegen ist an den weiblichen Infloreszenzen auf allen Entwicklungsstadien die Anzahl der Strahlen nach verschiedenen Merkmalen, nach der Zahl der Archegoniumgruppen an jungen Ständen, nach derjenigen der randständigen Lappen, der Perichätialhüllen, ja vielfach auch nach der Anzahl der auf der Unterseite der Infloreszenz zur Ausbildung gelangten Sporogonien zu bestimmen. Sie ist nach der Grösse der Stände verschieden und schwankt bei *D. velutina* gewöhnlich zwischen 8 und 12, bei *D. trichocephala* zwischen 8 und 16.

Die Entstehung der androgynen Infloreszenzen ist für beide Gattungen in ähnlicher Weise zu erklären. Für *Preissia* nimmt Leitgeb an, dass bei der Bildung des aus vier Gabelzweigen zusammengesetzten Sprossystems die beiden mittleren Zweige, (d. h. die einander zugekehrten der beiden durch die zweite Gabelung entstandenen Paare) weiblich, die beiden seitlichen (rechts und links der beiden mittleren liegend) männlich geworden sind. Die gegenseitige Lagerung der männlichen und weiblichen Strahlen innerhalb der gemischten Infloreszenz von *Preissia* ist vergleichbar derjenigen anderer monöcischer Marchantiaceen, von denen z. B. *Reboulia* genau dieselbe Geschlechtsverteilung zeigt. Leitgeb weist ferner darauf hin, dass auch bei diöcischen Gattungen, wie *Marchantia* und *Fegatella*, für welche letztere dies auch neuerdings wieder von Bolleter [1]) hervorgehoben worden ist, die weiblichen Hüte an den inneren (mittleren) Sprossen zweier Gabelpaare sitzen. Er nimmt daher

1) Bolleter E., Fegatella conica (L.) Corda. Eine morphologisch-physiologische Monographie. Beih. z. botan. Centralblatt. Bd. XVIII, I Abt. 1905 pag. 343. Fig. 5 A. B.

an, dass die androgyne Infloreszenz von *Preissia* durch eine ursprünglich monöcische Anordnung der Geschlechtsorgane (auf verschiedenen Sprossen der Pflanze) und eine verspätete, geschlechtliche Differenzierung der Sprosse im fertilen Sprosssysteme zu erklären sei.

Bei *D. trichocephala*, die (siehe Kapitel V und VI) im Gegensatz zu *Preissia commutata* nicht *diöcisch*, sondern fast *rein monöcisch* (autöcisch) ist, wird die Beziehung zwischen Monöcie und Ausbildung androgyner Infloreszenzen besonders auffällig, weil bei der verwandten, aber *diöcischen D. velutina* (siehe Kapitel IV) die entsprechenden Bildungen nicht regelmässig, sondern nur sporadisch auftreten. Ähnlich wie bei der nur gelegentlich monöcischen und dann auch androgynen *Preissia*, findet bei *D. trichocephala* eine Geschlechtertrennung nicht nur bei den Gabelungen des Thallus in der vegetativen Zone, sondern auch innerhalb der fertilen Sprossysteme statt. Während aber bei *Preissia* die geschlechtliche Differenzierung der Strahlen auf einem bestimmten Stadium der Ausbildung des Receptaculums, im Verlaufe der zweiten Gabelung, erfolgt, kann sie bei *Dumortiera* auf jedem Stadium zwischen der ersten, die Bildung eines Receptaculums einleitenden Teilung des Scheitels und der letzten Spaltung eines Teilscheitels innerhalb der Infloreszenz erfolgen.

Die Anzahl der Strahlen ist in den androgynen Infloreszenzen von *D. trichocephala* und *velutina* nur annähernd nach der Zahl der in denselben enthaltenen weiblichen Strahlen zu bestimmen. Nach der Schätzung an zahlreichen, verschieden kombinierten gemischten Ständen dürften sie sich aus einer gleichen Anzahl von Strahlen wie die rein weiblichen Stände zusammensetzen. Von den 8—16 Ästen des Sprossystems einer gemischten Infloreszenz kann nun eine grössere oder kleinere Anzahl Geschlechtsorgane der einen, der Rest solche der anderen Art tragen.

An einer grossen Anzahl von Rezeptakeln erfolgt die Geschlechtertrennung bei der ersten Teilung des Scheitels. Die männlichen und weiblichen Anteile des gemischten Standes sind dann etwa gleich gross, aber nicht wie bei *Preissia* vorn und hinten,

sondern links und rechts gelagert (Fig. 18 Taf. XX). Die Geschlechtsdifferenzierung kann auch erst im Verlaufe der zweiten, dritten oder erst der vierten Teilung erfolgen, oder es kann der im Verlaufe einer der ersten Teilungen des Scheitels erfolgten Geschlechtertrennung während einer der späteren Teilungen an einem grösseren oder kleineren Teil des Strahlensystems eine nochmalige Geschlechtsänderung nachfolgen. Theoretisch sind also innerhalb der androgynen Infloreszenz von *D. trichocephala* die verschiedensten Combinationen von männlichen und weiblichen Strahlen möglich.

Je nach der Anzahl und der Art der Aufeinanderfolge der verschieden geschlechtlichen Äste ist der Habitus der gemischten Infloreszenz ein sehr verschiedener. Sie kann zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich, also halb als flache, männliche Scheibe, halb als gewölbter, weiblicher Hut (Fig. 18 Taf. XX) ausgebildet sein; oder sie ist zu drei Vierteln, männlich, zu einem Viertel weiblich (Fig. 19b Taf. XX), zu einem Viertel, einem Achtel u. s. w. männlich, zu drei Vierteln sieben Achteln u. s. w. weiblich. Aus den am häufigsten vorkommenden Grössen- und Lagenverhältnissen der verschieden geschlechtlichen Partien geht hervor, dass während der Anlage des ganzen geschlechtlichen Sprossystems gewöhnlich nur einmal, seltener zweimal oder dreimal mit einer Gabelung auch eine Geschlechtertrennung erfolgt. Im ersteren Fall besteht die gemischte Infloreszenz aus einem männlichen und einem weiblichen Teil, im zweiten aus ein oder zwei männlichen und ein oder zwei weiblichen Stücken, die, je nach der Anzahl der nach erfolgter Geschlechtertrennung noch stattfindenden Teilungen der Sprosscheitel, verschieden grossen Anteil an der Zusammensetzung des ganzen Standes haben können.

Fig. 53 und 53 a stellen von oben und unten eine androgyne Infloreszenz dar, von welcher ziemlich genau die eine Hälfte männlich, die andere weiblich ist. Der Habitus der beiden Hälften entspricht fast völlig demjenigen der eingeschlechtlichen Stände. In Fig. 51 ist ein Thallusstück gezeichnet, dessen zwei, androgyne Infloreszenzen tragende Scheitelbuchten nur durch

einen schmalen Mittellappen von einander getrennt sind, sodass die Infloreszenzen während ihrer Entwicklung auf einandergestossen sind und sich in ihrem Wachstum gehemmt haben. Beide sind zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich. In beiden Infloreszenzen liegt die Trennungslinie der verschieden geschlechtlichen Teile in der Fortsetzung der Sprossachse.

Die linke Hälfte des in Fig. 53 und 53 a gezeichneten Standes, der in der Mitte der flachen Oberseite einen kleinen, abgestumpften Kegel trägt, ist weiblich. Sie zeigt am Rande fünf durch Einschnitte getrennte Randlappen, aus deren Epidermis zahlreiche Borsten entspringen. Auf der Unterseite sind die von den Randlappen überdeckten Perichätialhüllen wahrnehmbar. Auch sie tragen eine grosse Zahl borstenförmiger Haarbildungen. Die andere Hälfte des Standes ist männlich und nach Art der scheibenförmigen Antheridienstände in die Fläche entwickelt. Während im weiblichen Teil des Standes die Geschlechtsorgane in normaler Weise auf der Unterseite liegen, finden sie sich hier, ebenfalls in normaler Lagerung, auf der Oberseite dem Gewebe eingesenkt. Auch die verschiedene Grösse und Anordnung der borstenförmigen Rhizoiden unterscheidet den männlichen Anteil der androgynen Infloreszenz sofort vom weiblichen Teilstück derselben. Die Borsten sind kürzer und finden sich ausschliesslich am Rande der Oberseite, während sie in den inneren Partien fehlen. Die verschieden starke Behaarung ist ein so auffallendes Merkmal, dass es fast für sich allein die Unterscheidung kleiner weiblicher Partien an einem vorwiegend männlichen Stande (Fig. 55 Taf. XXIV), oder umgekehrt eines kleinen männlichen Anteils in einem vorwiegend weiblichen Stand ermöglicht. Querschnitte durch gemischte Stände müssen, wie die Figuren 45a—c Taf. XXIII zeigen, auf verschiedener Höhe ein sehr verschiedenes Bild ergeben. In den obersten Querschnitten durch einen gemischten Stand erscheinen die Strahlen noch miteinander vereinigt, die weiblichen mit stark gebuchtetem Rande, die männlichen eine Scheibe bildend. Handelt es sich, wie in dem in den Figuren 45 dargestellten Stand, um ein späteres Entwicklungsstadium mit Sporogonien, so ist

natürlich der Antheridienstand bereits leer. Seine Antheridialhöhlungen sind zum Teil durch Wucherungen des benachbarten Parenchymgewebes oder infolge Vergrösserung der an den Hohlraum anstossenden Zellen ausgefüllt worden.

In tiefergelegenen Partien erscheinen die Strahlen getrennt (Fig. 45b). Der zweirinnige Stiel und die zahlreichen umgebenden Ventralschuppen werden sichtbar. In den Schnitten durch noch tiefere Partien ist vom männlichen Anteil des Standes nichts mehr enthalten. Innerhalb der Hüllen der weiblichen Strahlen sind neben den Sporogonien mit ihrer Calyptra die durchschnittenen, unbefruchteten Archegonien sichtbar.

Figur 54 Taf. XXIV stellt eine in der Entwicklung ziemlich weit vorgeschrittene Infloreszenz (von oben betrachtet) dar, von welcher zwei Viertel männlich, zwei Viertel weiblich sind. Die männlichen und die weiblichen Stücke derselben liegen sich je kreuzweise gegenüber. Auch an dieser Figur ist zu ersehen, dass in der androgynen Infloreszenz die männlichen und weiblichen Anteile an die Gestalt von Teilstücken der entsprechenden reinen Infloreszenzen erinnern und die gleiche Art der Behaarung, sowie die Lage der Sexualorgane vollkommen beibehalten. Der Rand der beiden weiblichen Partien dieses Standes ist stark nach unten gewölbt und regelmässig gelappt. Jeder Ausbuchtung auf der Oberseite (an der einen weiblichen Partie sind deren drei, an der anderen deren vier) entspricht auf der unteren Seite eine sackartige Hülle mit einem in Entwicklung begriffenen Sporogonium und den nicht befruchteten Archegonien des betreffenden Strahles. Der Rand und die in der Mitte kegelförmig erhöhte Oberseite sind, wie am rein weiblichen Fruchtstande, mit den langen, braunen Borsten bedeckt. Die beiden männlichen Partien sind flacher, mehr scheibenförmig und nur an dem nicht gelappten Rande mit kurzen Borsten besetzt. Bei der Entstehung dieser Infloreszenz sind offenbar durch die beiden ersten Gabelungen zwei männliche und zwei weibliche Scheitel entstanden. Von den letzteren hat der eine sich noch zweimal vollständig (vier Ausbuchtungen am Rande), der andere dagegen beim zweiten Male unvollständig gegabelt (3 Ausbuch-

tungen am Rande). Die beiden ersteren lieferten je ein Viertel einer männlichen Infloreszenz. Nach der Anzahl der in den beiden weiblichen Vierteln vorkommenden Strahlen zu schliessen, müsste ihre Gesamtzahl im ganzen Stande 15 oder 16 betragen.

Schon auf sehr jungen Stadien ist die Zusammensetzung der Infloreszenzen aus verschiedenartigen Bestandteilen deutlich zu erkennen. Die männlichen Partien entwickeln sich rascher und wachsen scheibenförmig heran, während die Scheitel der weiblichen Partien sich abwärts wölben. Der Radius der beiden Anteile wird daher bald ungleich und der Umriss der Infloreszenz unregelmässig (Fig. 18 und 19 Taf. XX). Ein Längsschnitt durch einen solchen Stand (Fig. 24 Taf. XX) zeigt dann auf der einen Seite das typische Bild eines weiblichen Receptaculums, mit Perichätialhülle, Archegonien und Ventralschuppen auf der Unterseite, auf der anderen dasjenige der Antheridienscheibe mit entleerten Antheridienhöhlen oder in Entwicklung begriffenen Antheridien auf der Oberseite. Auch an der verschiedenen Färbung sind die weiblichen (dunkelgrünen) von den männlichen (gelblichgrünen) Partien junger, gemischter Infloreszenzen zu unterscheiden. Schwerer fällt manchmal der Nachweis männlicher Strahlen an älteren, vorwiegend weiblichen Ständen (Fig. 25 Taf. XX), an welchen zur Zeit der Sporogoniumentwicklung, infolge des intensiven Wachstums der weiblichen Strahlen, eine Ueberwölbung der entleerten und funktionslos gewordenen männlichen Partien durch die angrenzenden weiblichen Strahlen oder eine Verdrängung derselben auf die Unterseite stattgefunden hat. An vorwiegend männlichen Ständen sind dagegen kleine weibliche Partien leicht wahrzunehmen. Die einheitliche Kontur der männlichen Stände wird durch die Ausbildung eines weiblichen Teils unterbrochen, die Scheibe erscheint eingeschnitten und über die gleichmässig gegen den Stiel hin gewölbte Unterseite des Standes tritt diejenige der weiblichen Strahlen mit Perichätialhülle und später mit dem sich entwickelnden Sporogonium auffällig hervor. So gibt z. B. Figur 48 Taf. XXIII einen Schnitt durch die obersten Partien eines gemischten Standes, von welchem ungefähr drei

Viertel rein männlich, ein Viertel dagegen gemischt ausgebildet ist. Bei der Gabelung des letzteren ist zunächst der eine der beiden entstehenden Gabeläste männlich geworden. Er steht in seiner Entwicklung, wie aus der noch grösseren Zahl von nicht-reifen Antheridien geschlossen werden kann, etwas hinter den übrigen drei Vierteln des gesamten Standes zurück. Der andere Gabelast ist weiblich. Der dargestellte Schnitt hat die obersten Partien des gemischten Standes getroffen, sodass in demselben von dem tieferliegenden, weiblichen Strahl nur ein schmaler Streifen von Oberflächengewebe enthalten ist. In den nächstfolgenden Schnitten der Serie erscheint dagegen die Hülle des Strahls mit den von ihr umschlossenen befruchteten und unbefruchteten Archegonien. Obschon in den androgynen Infloreszenzen die männlichen und weiblichen Strahlen sich im Allgemeinen in derselben Art ausbilden wie in den einfachen Infloreszenzen, müssen doch die Correlationen zwischen den so verschiedenartiges Wachstum zeigenden Strahlen Gestaltveränderungen der benachbarten Strahlen verschiedenen Geschlechts veranlassen. Die Verbindung mit männlichen Elementen muss die Ausbildung der weiblichen Strahlen und umgekehrt die Entwicklung der weiblichen diejenige der männlichen beeinflussen. Am häufigsten ist eine Beeinflussung der Gestalt der männlichen Strahlen durch die benachbarten weiblichen wahrzunehmen. Die Ränder der männlichen Strahlen gemischter Infloreszenzen werden gegen die angrenzenden weiblichen Partien des Standes hin nach unten eingeschlagen. Der Ueberwallungsprozess an den weiblichen Strahlen, welcher die Verschiebung der Archegonien auf die Unterseite zur Folge hat, wirkt in ähnlicher Art auch auf den Rand des männlichen Scheibenanteils ein. In solchen Rezeptakeln, in welchen der männliche Anteil die Hälfte oder mehr beträgt, ist die Oberseite des mittleren Teils der männlichen Scheibe flächenförmig ausgebreitet und nur mit dem Rande gegen die weiblichen Strahlen hin gebogen. Auch kleinere männliche Partien innerhalb vorwiegend weiblicher Stände sind in jungen Stadien flach ausgebreitet. Später dagegen, wenn nach der Befruchtung intensive Wachstumsprozesse Grössen-

und Formveränderungen des Receptaculums verursachen erfährt der früher Antheridien führende, nun aber schon entleerte Teil weitgehende Gestaltsänderungen.

Es lag nahe, an den aneinandergrenzenden männlichen und weiblichen Strahlen androgyner Infloreszenzen nach *Zwischenformen* zu suchen. Von Interesse wäre es besonders gewesen, zweigeschlechtliche Strahlen aufzufinden, welche z. B. Antheridien auf der Oberseite, Archegonien auf der Unterseite tragen, auf derselben Seite Antheridien und Archegonien gemischt enthalten, oder eine Beeinflussung der Stellung und Grösse der Archegonien und Antheridien an den eingeschlechtlichen Strahlen durch die benachbarten, andersgeschlechtlichen feststellen zu können. Eine solche Beeinflussung war früher an Infloreszenzen von *Preissia*, welche ausnahmsweise ebenfalls androgyne Infloreszenzen bildet, von Leitgeb gefunden worden (l. c. VI Heft pag. 112—113). In der Mitte einer aus einer vorderen weiblichen und einer hinteren männlichen Hälfte bestehenden gemischten Infloreszenz konstatierte er, dass die am meisten nach vorn gelegenen Antheridien nicht in das Gewebe eingesenkt waren, sondern, auf einem langen Stiel befestigt, über die Scheibenoberfläche emporragten und sich von den weiter rückwärts gelegenen und normal in das Gewebe eingesenkten auch durch ungefähr doppelte Grösse unterschieden. Es war also in diesem Falle an den dem weiblichen Anteil der Infloreszenz am meisten genäherten Partien der männlichen Strahlen infolge der in der weiblichen Hälfte sich geltend machenden Wachstumsvorgänge eine Versenkung der Antheridien unterblieben. Trotz sorgfältiger Durchmusterung zahlreicher gemischter Infloreszenzen von *D. trichocephala* ist es mir nicht gelungen, die von Leitgeb beschriebene oder andere Abnormitäten in der Stellung und Ausbildung von Antheridien oder Archegonien aufzufinden. Dagegen beobachtete ich an gemischten Infloreszenzen mehrmals die von Lindberg [1]) kurz beschriebene und von Leitgeb besprochene Missbildung, dass ein oder ein Komplex mehrerer

1) Lindberg S. O., Hepaticae in Hibernia mense Julii 1873 lectae. Acta Societatis Scientiarum Fennicae. Tom. X, 1875. pag. 468/69.

Strahlen eines Standes zu kleinen, vegetativ entwickelten Sprossen auszuwachsen begannen.

Da männliche und weibliche Infloreszenzen in verschiedener Art gestielt sind, ist zu erwarten, dass die androgynen Infloreszenzen auch in der Stielbildung eine Mittelstellung zwischen den männlichen und weiblichen Ständen einnehmen. An den Antheridienständen von *D. trichocephala* und von *D. velutina* bleibt der Stiel kurz und gedrungen. An den weiblichen Ständen findet während der Sporogoniumentwicklung und dem Wachstum des ganzen Hutes zuerst eine langsame, dann, der Sporenbildung vorausgehend, eine intensive Streckung des Stieles statt.

Die Streckung des Infloreszenzträgers ist bei *Dumortiera*, wie bei den anderen Marchantiaceen, von Bedeutung für die Ausstreuung der Sporen, da die Sporogonien selbst nur auf kurzbleibenden Füssen aus den Hüllen des Standes herausgeschoben werden. Da an weiblichen Infloreszenzen, in welchen keine Sporogonien zur Entwicklung gelangen, die Streckung des Stieles ganz unterbleibt oder nur gering ist, ist offenbar die Weiterentwicklung des Hutes und die Ausbildung der Sporogonien von Einfluss auf das spätere Verhalten des Stieles. Es ist nun anzunehmen, dass dieser Einfluss sich auch an der gemischten Infloreszenz geltend macht, und zwar derart, dass in denjenigen Infloreszenzen, von welchen der grössere Teil aus weiblichen, Sporogonien erzeugenden Strahlen besteht, sich der Träger wie an einer rein weiblichen Infloreszenz streckt. Je weniger weibliche Bestandteile eine Infloreszenz aufweist, um so geringer sind nach der Befruchtung die Wachstumserscheinungen im Hute und damit der Anstoss zum Wachstum im Infloreszenzträger. Dieser Annahme entspricht auch das Verhalten der androgynen Infloreszenzen vollkommen. Je grösser in einem Stande der Anteil weiblicher Strahlen ist, umso mehr stimmt zeitlich und räumlich die Streckung des Stieles mit demjenigen normal weiblicher Infloreszenzen überein. An Ständen mit grösserem männlichem Anteil ist die Streckung des Stieles auch zur Zeit der Sporogoniumreife geringer und an Ständen, an denen nicht wenigstens *ein* reifendes Sporogonium vorhanden

ist, unterbleibt die Streckung des Infloreszenzstieles vollständig.

In gleicher Weise wie bei den meisten unserer einheimischen Marchantiaceen, deren Fruktifikation an eine bestimmte Jahreszeit gebunden ist und in deren Rasen stets alle Geschlechtsstände auf ungefähr demselben Entwicklungsstadium sind, ist auch bei zahlreichen tropischen Marchantiaceen, im besonderen den *Marchantia*arten, die Fruktifikation zeitlich begrenzt. Die *Dumortiera*arten Javas zeigen ein abweichendes Verhalten. Aus der Zusammenstellung der Angaben über frühere Funde von *Dumortiera* bei Schiffner [1]) geht hervor, dass *D. trichocephala* auf Java in verschiedenen Monaten fruktifizierend gesammelt worden ist: von Junghuhn im September, von Reinwardt und Blume im April. Ich selbst fand beide *Dumortiera*arten in den Monaten November bis Juli an den früher genannten Standorten auf Java und anderen Inseln des malayischen Archipels stets fruktifizierend. Schon am ersten Standorte, an welchem ich *D. trichocephala* kennen lernte, im Walde von Tjibodas (Nov. 1905 bis Mitte Jan. 06), fiel mir auf, dass an jedem grösseren Rasenstücke nebeneinander die verschiedensten Entwicklungsstadien von männlichen und weiblichen Infloreszenzen, von den kleinsten, kaum sichtbaren Anlagen bis zu den langgestielten Infloreszenzen mit reifen Sporogonien, vorhanden waren, während unmittelbar daneben *Marchantia emarginata* R. Bl. et N. ab E. an allen Pflanzen, besonders auffällig an weiblichen Rasen, fast vollkommen gleichweit entwickelte Infloreszenzen aufwies. [2]) Auch an den anderen Standorten der beiden *Dumortiera*arten machte ich ähnliche Beobachtungen. So fand ich beide Arten fruktifizierend in der Schlucht des Tjiapoes am Salak, *D. velutina* im März auf Lombok, im April beide Arten im Dienggebirge auf Java, im Mai wiederum beide Arten im Padanger Oberland von Sumatra. An allen Standorten fand ich, bei *D. trichocephala* in stärkerem Masse als bei *D. velutina*, in allen grösseren Rasen

1) Schiffner V., Conspectus Hepaticarum pag. 45.

2) Ein ähnliches Verhalten wie D. trichocephala zeigt nach einer neuesten Arbeit Schiffners die europäische Marchantiacee Bucegia romanica. (Schiffner V., Untersuchungen über die Marchantiaceengattung Bucegia. Beihefte z. Botan. Zentralblatt. Bd. XXIII, II. Abteilg. 1908, pag. 273).

nebeneinander verschieden alte Infloreszenzen. Da diese Beobachtungen sich über 8 Monate erstrecken, darf wohl angenommen werden, dass beide Arten nicht periodisch, sondern das ganze Jahr hindurch fruktifizieren. Natürlich ist überall, je nach den besonderen lokalen Bedingungen, die Fruktifikation eine mehr oder weniger reichliche. An einigen Standorten wurden auch vollkommen sterile Pflanzen beobachtet; die Fruktifikation kann also auch während längerer Zeit ausbleiben.

Das Studium der Fruktifikationsverhältnisse der beiden *Dumortiera*arten ergab auch, dass sie sich in der Verteilung der männlichen und weiblichen Infloreszenzen, sowie im Vorkommen von androgynen Infloreszenzen sehr verschieden verhalten. Die Unsicherheit, welche die Diagnosen einzelner Marchantiaceen in den Angaben der Geschlechtsverhältnisse verraten, rührt wohl davon her, dass an dem spärlichen Material, das gewöhnlich gesammelt und in den Herbarien aufbewahrt worden ist, die Zahl der fruktifizierenden Sprosse nicht gross genug ist, um eine sichere Entscheidung über das Vorkommen reiner *Diöcie* oder *Monöcie (Autöcie)* oder ein wechselndes Verhalten treffen zu können. Auch bei einer im Freien selbst vorgenommenen Untersuchung bedarf es manchmal der genauen Durchforschung eines grossen Rasens, um diese Verhältnisse völlig klar zu legen, da in mehrjährigen Rasen die Sprosse verschiedener Pflanzen oft derart durcheinander verwachsen sind, dass erst nach der Herauslösung der einzelnen Sprossysteme die Verteilung der Sexualsprosse festgestellt werden kann. So sind auch die Literaturangaben über die Verteilung der Geschlechter bei den *Dumortiera*arten unvollständig. Am genauesten sind diejenigen Schiffners in der „Flora von Buitenzorg". Er bezeichnet hier *D. velutina* als *diöcisch* und bei *D. trichocephala* bemerkt er: *„diöcisch (und autöcisch?)"*. Das Vorkommen androgyner Infloreszenzen wird nicht erwähnt. Ich habe nun, um die Verteilung der Sexualstände bei den javanischen *Dumortiera*arten festzustellen, an den meisten Standorten, an welchen ich *Dumortiera* fand, grosse Mengen Material untersucht.

Veranlassung zu dieser Untersuchung gab das häufige Vor-

kommen ausgedehnter Rasen von *D. trichocephala* in den Wäldern der Umgebung von Tjibodas, (ca. 1350—2000 m) im Gedehgebirge. Hier sammelte ich diese Pflanze, an den Seite 161 verzeichneten, zum Teil benachbarten, zum Teil aber eine halbe bis zwei Wegstunden voneinander entfernten Standorten. Die Entdeckung der zahlreichen androgynen Infloreszenzen veranlasste mich, an anderen Orten nach *D. trichocephala* zu suchen, und auch bei der verwandten *D. velutina* die Verteilung der Sexualstände und das Vorkommen oder Fehlen androgyner Infloreszenzen festzustellen, um die Frage zu prüfen, ob das Vorkommen androgyner Infloreszenzen eine lokale Eigentümlichkeit der einen Art, oder für diese Art, eventuell für die ganze Gattung charakteristisch sei. In den nachfolgenden beiden Kapiteln gebe ich die Ergebnisse dieser Untersuchung zunächst für eine grössere Anzahl von Standorten der *D. velutina*, hernach für solche der *D. trichocephala*.

Bei den Zählungen der männlichen, weiblichen und gemischten Infloreszenzen wurden die ganz jungen Stände, deren Zusammensetzung von blossem Auge oder mit einer schwachen Lupe nicht sofort zu erkennen war, nicht berücksichtigt. Ebenso wurden alte Rezeptakeln mit reifen Sporogonien, an welchen kleinere männliche Partien leicht übersehen werden können, nicht mitgezählt. Dennoch ist nicht ausgeschlossen, dass hie und da an einer gemischten Infloreszenz Strahlen des einen Geschlechtes nicht beachtet worden sind und dieselbe zu den eingeschlechtlichen Ständen gerechnet wurde. In den Ergebnissen der Zählungen wird also die Zahl der gemischten Infloreszenzen eher zu klein als zu gross angegeben sein.

IV. Beobachtungen über die Verteilung der männlichen und weiblichen Sexualstände und das Vorkommen androgyner Infloreszenzen bei D. velutina Schiffn.

1. *D. velutina* von der Böschung eines Wassergrabens im bot. Garten zu Buitenzorg. 16. Jan. 1906. Unter 179 Inflores-

zenzen waren 70 rein männlich, 106 rein weiblich und 3 androgyn. 51 Sprosse mit je zwei Infloreszenzen zeigten die nachfolgenden Combinationen:

19 Sprosse wiesen zwei männliche Infloreszenzen auf, 26 Sprosse zwei weibliche; einen männlichen und einen weiblichen Stand führten 4 Sprosse, einen männlichen und einen gemischtgeschlechtlichen 2 Sprosse. Kurz zusammengefasst ist das Ergebnis dieser Zählungen:

2 ♂ : 19; 2 ♀ : 26; 1 ♂ + 1 ♀ : 4; 1 ♂ + 1 ☿ : 2.

Von 5 Sprossen mit je drei Infloreszenzen trugen 3 ausschliesslich weibliche Stände, die beiden anderen ausschliesslich männliche Stände. Von 2 Sprossen mit vier Infloreszenzen wies der eine vier Antheridienstände, der andere drei Archegonienstände und einen gemischten Stand auf:

♂ : 3; ♀ : 3; ☿ : 0; ♂ + ♀ : 0; ♂ + ☿ : 0, ♀ + ☿ : 1,
♂ + ♀ + ☿ : 0.

2. *D. velutina.* Reichlich fruktifizierende Rasen vom Ufer eines Baches in der Umgebung von Buitenzorg, 13. Jan. 1906. Von 152 Infloreszenzen des eingesammelten Materials waren 66 rein männlich, 86 rein weiblich, androgyne Infloreszenzen fehlten. In den untersuchten Rasen fanden sich 38 Sprosse mit Infloreszenzen in zwei Laubbuchten (entsprechend denjenigen in Fig. 1). Von diesen trugen 13 zwei männliche, 23 zwei weibliche Infloreszenzen und 2 der doppelt gegabelten Sprosse wiesen eine männliche und eine weibliche Infloreszenz auf:

2 ♂ : 13; 2 ♀ : 23; 1 ♂ + 1 ♀ : 2.

4 Sprosse mit je drei Sexualständen trugen drei Antheridienstände, von 2 Sprossen mit vier Infloreszenzen wies der eine vier Antheridienstände, der andere vier Archegoniumstände auf.

3a. *D. velutina* von einer beschatteten Felswand am rechten Ufer des Tjiapoes (Salak), 12. Dez. 1905.

Von 403 untersuchten Infloreszenzen waren 146 männlich, 252 weiblich und 5 gemischt. 91 Sprosse mit je zwei Infloreszenzen zeigten die nachfolgenden Combinationen:

2 ♂ : 33; 2 ♀ : 48; 1 ♂ + 1 ♀ : 9; 2 ☿ : 1.

3b. *D. velutina* vom gleichen Standort wie 3a, 18. Febr. 1906.

Unter 480 Infloreszenzen waren 213 rein männlich, 256 rein weiblich und 11 androgyn. Aus den untersuchten Rasenstücken wurden 146 doppelt gegabelte Sprosse mit je zwei Infloreszenzen herausgesucht. Sie zeigten die nachfolgenden Combinationen von männlichen, weiblichen und gemischten Ständen:

2 ♂ : 53; 2 ♀ : 65; 1 ♂ + 1 ♀ : 22; 1 ♂ + 1 ☿ : 1;
1 ♀ + 1 ☿ : 4; 2 ☿ : 1;

12 Sprosse mit drei und 8 Sprosse mit vier Infloreszenzen wiesen auf:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
3	—	—	2	1	—	2	1	—	—	3	—
1	2	—	3	—	—	2	—	1	3	—	—
1	2	—	3	—	—	2	1	—	1	2	—
1	3	—	—	4	—	3	1	—	4	—	—
—	4	—	—	3	1	2	2	—	4	—	—

Von diesen 20 Sprossen trugen also ausschliesslich männliche Infloreszenzen 6, ausschliesslich weibliche 3, männliche und weibliche 9, männliche und gemischte 1, weibliche und gemischte Infloreszenzen ebenfalls 1:

♂ : 6; ♀ : 3; ☿ : 0; ♂ + ♀ : 9; ♂ + ☿ : 1; ♀ + ☿ : 1;
♂ + ♀ + ☿ : 0.

4a. *D. velutina*. Reich fruktifizierende Rasen vom beschatteten Ufer des Baches Tjibodas unterhalb des Gebirgsgartens von Tjibodas. 24. Dez. 1905. Von 480 untersuchten Infloreszenzen waren 208 männlich, 267 weiblich und 5 androgyn. Von den doppelt gegabelten Sprossen trug die grosse Mehrzahl Stände derselben Art; nur 4 Sprosse wiesen je einen Antheridien- und einen Archegonienstand auf, und 2 Sprosse trugen je zwei androgyne Infloreszenzen.

4b. *D. velutina* vom gleichen Standort wie 4a. 12. Jan. 1906. Von 225 untersuchten Rezeptakeln waren 86 männlich, 136 weiblich und 3 gemischt. Unter den doppelt gegabelten Sprossen des Materials waren die nachfolgenden Combinationen:

2 ♂ : 18; 2 ♀ : 29; 1 ♂ + 1 ♀ : 11; 1 ♀ + 1 ☿ : 3.

5. *D. velutina* auf Steinen, an Gräben und an den Wänden kleiner Höhlen im Urwalde von Poesoek (Insel Lombok), 24.

März 1906. Von 183 untersuchten Infloreszenzen waren 84 männlich, 97 weiblich und 2 gemischt. Die Verteilung derselben an Sprossen mit 2 Infloreszenzen war wie folgt:

2 ♂ : 33; 2 ♀ : 29; 1 ♂ + 1 ♀ : 1; 1 ♀ + 1 ☿ : 1.

Von 9 Sprossen mit je drei Infloreszenzen waren 5 mit drei männlichen, 3 mit drei weiblichen und 1 mit zwei männlichen und einem weiblichen Geschlechtsstand. Von 4 Sprossen mit je vier Infloreszenzen hatten 2 vier männliche, 2 vier weibliche Infloreszenzen und an einem Spross mit fünf Infloreszenzen waren alle weiblich.

6. Im Padanger Oberland von Sumatra nahm ich an vier Orten Zählungen über die Verteilungen der Geschlechtsstände in den Rasen von *D. velutina* vor.

a) *D. velutina* von den schattigen Wänden am Hohlweg auf dem linken Ufer der Büffelschlucht, am Wege von Fort de Kock nach Matoer, 7. Mai 1906. Von 158 Rezeptakeln waren 51 männlich, 106 weiblich und 1 gemischt. Die doppelt gegabelten Sprosse mit zwei Infloreszenzen verteilten sich folgendermassen:

2 ♂ : 16; 2 ♀ : 28; 1 ♂ + 1 ♀ : 4; 1 ♀ + 1 ☿ : 1.

b) *D. velutina* am Wege von Poentjak boekit nach Bajoer am See von Manindjau. Auf Steinen und feuchter Erde in verwilderten Kaffeepflanzungen, 9. Mai 1906.

Untersucht wurden 88 Geschlechtsstände. Davon waren 33 männlich, 54 weiblich, 1 gemischt. Von Sprossen mit zwei Rezeptakeln trugen:

2 ♂ : 9; 2 ♀ : 21; 1 ♀ + 1 ☿ : 1.

c) *D. velutina* in der Nähe von kleinen Bächen und Wasserfällen am Wege von Kampong tengah nach Ajer mantjoer in der Aneischlucht (zwischen Padang und Padang Pandjang) Sumatra, 23. Mai 1906.

Von 161 Infloreszenzen waren 39 männlich, 121 weiblich und 1 gemischt. Unter den doppelt gegabelten Sprossen mit zwei Infloreszenzen waren die nachfolgenden Combinationen:

2 ♂ : 8; 2 ♀ : 35.

Sprosse mit männlichen und weiblichen Rezeptakeln oder solchen und gemischten fehlten vollständig.

d) *D. velutina* von den Böschungen eines Weges oberhalb des Dorfes Djao am Wege nach dem Goenong telaga koembang (südlich von Padang Pandjang), Sumatra. 22. Mai 1906.

Gezählt wurden 285 Infloreszenzen. Davon waren 88 männlich, 195 weiblich und 2 gemischt. Unter den Sprossen mit zwei Infloreszenzen waren:

2 ♂ : 24; 2 ♀ : 55; 1 ♂ + 1 ♀ : 4; 2 ☿ : 2.

V. Beobachtungen über die Verteilung der männlichen und weiblichen Sexualstände und das Vorkommen androgyner Infloreszenzen bei D. trichocephala (Hook.) N. ab E.

1. *D. trichocephala* von den Böschungen des Weges nach „Huis ten Bosch" (Terrain III des Waldes) Urwald von Tjibodas im Gedehgebirge, Westjava. Von 245 Infloreszenzen des an diesem Standorte eingesammelten Materials waren 73 rein männlich, 79 rein weiblich und 93 gemischt. Von 69 doppeltgegabelten Sprossen mit zwei Infloreszenzen besassen zwei männliche Infloreszenzen 11, zwei rein weibliche Infloreszenzen 6, eine männliche und eine weibliche Infloreszenz 11, eine männliche und eine gemischte Infloreszenz 9, eine weibliche und eine gemischte Infloreszenz 11 und zwei gemischte Infloreszenzen 21 Sprosse:

2 ♂ : 11; 2 ♀ : 6; 1 ♂ + 1 ♀ : 11; 1 ♂ + 1 ☿ : 9;
1 ♀ + 1 ☿ : 11; 2 ☿ : 21.

2. *D. trichocephala* im Gebiete des Tarawas XI Terrain I, Urwald von Tjibodas am Gedehgebirge, Westjava.

a) *D. trichocephala* am Wege auf Steinen und feuchter Erde in der Nähe von Baum 3208 (Castanea Tunggurut Bl.) 8 Jan. 1906.

Es wurden 517 Infloreszenzen von diesem Standorte untersucht. Davon waren 140 rein männlich, 167 rein weiblich und 210 gemischt. 149 Sprosse mit zwei Infloreszenzen zeigten folgende Combinationen:

2 ♂ : 21; 2 ♀ : 19; 1 ♂ + 1 ♀ : 12; 1 ♂ + 1 ☿ : 30;
1 ♀ + 1 ☿ : 38; 2 ☿ : 29.

19 Sprosse trugen drei, 10 andere je vier Infloreszenzen. Dieselben traten in den nachfolgenden Combinationen auf:

Drei Infloreszenzen an einem Sprossysteme:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
—	2	1	2	—	1	1	—	2	3	—	—
1	—	2	—	1	2	—	—	3	1	—	2
—	1	2	—	2	1	1	1	1	2	1	—
—	2	1	1	1	1	2	1	—	—	2	1
—	2	1									

Vier Infloreszenzen an einem Sprossysteme:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
—	4	—	—	2	2	1	3	—	1	—	3
—	3	1	—	—	4	1	1	2	2	—	2
1	2	1	—	1	3						

Unter den 29 Sprossystemen mit drei oder vier Infloreszenzen waren also 1 mit ausschliesslich männlichen Infloreszenzen, 2 mit nur weiblichen Ständen, 3 mit nur androgynen Infloreszenzen, 3 mit männlichen und weiblichen Ständen, 6 mit männlichen und gemischten, 10 mit weiblichen und gemischten, 4 mit männlichen, weiblichen und gemischten Ständen:

♂ : 1; ♀ : 2; ☿ : 3: ♂ + ♀ : 3; ♂ + ☿ : 6; ♀ + ☿ : 10; ♂ + ♀ + ☿ : 4.

b) *D. trichocephala.* Auf Steinen und feuchter Erde am Tarawas XI, bei Baum 3214 (Tetranthera angulata Nees).

Von 591 Infloreszenzen waren 272 männlich, 158 weiblich, 161 gemischt. 162 doppelt gegabelte Sprosse mit zwei Infloreszenzen trugen:

2 ♂ : 55; 2 ♀ : 26; 1 ♂ + 1 ♀ : 17; 1 ♂ + 1 ☿ : 17; 1 ♀ + 1 ☿ : 18; 2 ☿ : 29.

Die Thallusstücke mit drei und vier Infloreszenzen zeigten die nachfolgenden Combinationen:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
1	2	—	1	—	2	3	—	—	—	2	1
1	1	1	1	2	—	1	2	—	—	2	1
—	4	—	—	4	—	2	—	2			
1	—	2	3	—	—	—	2	1	—	3	—

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
—	1	2	1	—	2	—	2	1	—	2	1
—	2	1	1	2	—	3	—	—			

Von den 22 Sprossystemen mit 3 oder 4 Geschlechtsständen trugen 3 ausschliesslich männliche Stände, 3 nur weibliche Stände, 4 männliche und weibliche, 4 männliche und gemischte, 7 weibliche und gemischte, 1 männliche, weibliche und gemischte Stände:

♂ : 3; ♀ : 3; ☿ : 0; ♂ + ♀ : 4; ♂ + ☿ : 4; ♀ + ☿ : 7; ♂ + ♀ + ☿ : 1.

c) *D. trichocephala.* Tarawas XI, bei den Bäumen 2319 (Cupania Lessertiana Camb.) und 3220 (Platea latifolia Bl.), am rechten Ufer das Tjibogoh. 17. Dez. 1905.

Es wurden von diesem Standort 770 Infloreszenzen untersucht, davon waren 263 männlich, 111 weiblich und 396 gemischt. Von 224 doppelt gegabelten Thallusstücken mit zwei Infloreszenzen trugen:

2 ♂ : 45; 2 ♀ : 9; 1 ♂ + 1 ♀ : 17; 1 ♂ + 1 ☿ : 56; 1 ♀ + 1 ☿ : 25; 2 ☿ : 72.

Unter 75 Sprossen mit drei oder vier Infloreszenzen waren 5 mit ausschliesslich männlichen Infloreszenzen, 1 mit ausschliesslich weiblichen Infloreszenzen, 18 mit ausschliesslich gemischten Ständen, 3 mit männlichen und weiblichen Infloreszenzen, 22 mit männlichen und gemischten Infloreszenzen, 17 mit weiblichen und gemischten Ständen, und 9 mit männlichen, weiblichen und gemischten Ständen:

♂ : 5; ♀ : 1; ☿ : 18; ♂ + ♀ : 3; ♂ + ☿ : 22; ♀ + ☿ : 17; ♂ + ♀ + ☿ : 9.

D. trichocephala am gleichen Standort am 7. Jan. 1906 gesammelt. Von 500 Infloreszenzen waren 213 männlich, 50 weiblich, 237 androgyn. 145 Sprosse mit je zwei Infloreszenzen zeigten folgende Combinationen:

2 ♂ : 44; 2 ♀ : 2; 1 ♂ + 1 ♀ : 8; 1 ♂ + 1 ☿ : 33; 1 ♀ + 1 ☿ : 13; 2 : 45.

Die Sprosse mit drei und vier Infloreszenzen wiesen die nachfolgenden Combinationen auf:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
1	—	2	—	—	3	2	—	1	—	1	2
1	—	2	—	1	2	1	1	1	1	—	2
—	—	3	1	—	2	1	—	2	—	—	3
2	—	1	1	—	2	3	—	—	2	—	1
1	—	2	3	—	—	2	—	1	—	—	3
3	—	—	—	1	2	—	1	2	—	1	2
2	—	1	—	1	2	2	—	1	—	—	3
—	—	3	3	—	—	1	1	1	—	—	3
—	—	3	—	2	1	—	1	2	—	—	3
—	1	2	—	—	3	—	—	3	—	1	2
2	—	2	1	1	2	2	—	2	1	—	3
1	—	3	—	—	4	2	—	2	2	—	2
1	—	3	—	1	3	1	2	1	1	1	2
2	—	2							4	1	1

Unter 54 Sprossen mit 3, 4 oder mehr (6) Infloreszenzen waren also 4 mit ausschliesslich männlichen Infloreszenzen, 12 mit nur gemischten Ständen, 21 mit männlichen und gemischten Ständen, 11 mit weiblichen und gemischten Ständen und 6 mit männlichen, weiblichen und gemischten Ständen:

♂ : 4; ♀ : 0; ☿ : 12; ♂ + ♀ : 0; ♂ + ☿ : 21; ♀ + ☿ : 11;
♂ + ♀ + ☿ : 6.

3. *D. trichocephala* an verschiedenen Standorten am Wege von Tjibodas nach Tjiburrum gesammelt.

a) *D. trichocephala* am Wege vom Stationsgebäude Tjibodas hinunter zum Tjiwalen, grosse Rasen an der Wegböschung bildend, 2. Jan. 1906.

Von 172 Infloreszenzen des hier gesammelten Materials waren 70 rein männlich, 34 rein weiblich und 68 androgyn. Von 74 doppelt gegabelten Sprossen mit zwei Infloreszenzen wiesen auf:

2 ♂ : 15; 2 ♀ : 2; 1 ♂ + 1 ♀ : 9; 1 ♂ + 1 ☿ : 15;
1 ♀ + 1 ☿ : 13; 2 ☿ : 14.

b) *D. trichocephala* an den Wegrändern am Ufer des Tjiwalen. Rasen von Wasser überrieselt und von Farnen und Balsaminen überschattet, vegetativ sehr gut entwickelt, spärlich fruktifizierend, 2. Jan. 1906. Untersucht wurden 355 Infloreszenzen,

davon waren 75 männlich, 179 weiblich und 101 gemischt. 71 Sprosstücke mit je zwei Infloreszenzen zeigten nachfolgende Combinationen:

2 ♂ : 6; 2 ♀ : 22; 1 ♂ + 1 ♀ : 11; 1 ♂ + 1 ☿ : 7;
1 ♀ + 1 ☿ : 13; 2 ☿ : 12.

Thallusstücke mit drei und vier Infloreszenzen wurden im ganzen 28 gezählt. Sie zeigten folgende Anordnung der Geschlechtsstände:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
2	1	—	—	2	1	—	3	—	1	1	1
1	1	1	2	—	1	—	3	—	—	3	—
—	—	3	1	—	2	1	2	—	—	2	1
—	3	—	—	3	—	1	2	—	—	3	—
—	2	1	1	2	—	—	—	3	1	1	1
3	—	—									
—	3	1	—	2	2	3	—	1	1	1	2
—	1	3	—	2	2	—	3	1			

Ausschliesslich rein männliche Stände wies also 1 Sprossystem auf, ausschliesslich weibliche hatten 6, ausschliesslich gemischte 2 Sprossysteme; männliche und weibliche Stände führten 4, männliche und gemischte 3, weibliche und gemischte 8, männliche, weibliche und gemischte 4 Sprossysteme:

♂ : 1; ♀ : 6; ☿ : 2; ♂ + ♀ : 4; ♂ + ☿ : 3; ♀ + ☿ : 8;
♂ + ♀ + ☿ : 4.

c) *D. trichocephala*. Ufer des Baches am Rand des verlassenen Versuchsgartens unterhalb Tjiburrum. 2 Jan. 1906.

Unter 592 Rezeptakeln waren fast gleichviel männliche, weibliche und gemischte. (192 : 199 : 201). An den Sprossen mit je zwei Infloreszenzen waren männliche, weibliche und androgyne folgendermassen combiniert:

2 ♂ : 19; 2 ♀ : 22; 1 ♂ + 1 ♀ : 28; 1 ♂ + 1 ☿ : 21;
1 ♀ + 1 ☿ : 25; 2 ☿ : 29.

Die Sprosse mit drei und vier Infloreszenzen dagegen wiesen auf:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
1	1	1	—	2	1	—	3	—	—	2	1
1	2	—	2	—	1	—	2	1	—	3	—

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
2	1	—	1	2	—	—	1	2	—	1	2
2	1	—	—	1	2	—	2	1	2	1	—
—	1	2									
1	—	3	2	2	—	—	—	4	—	—	3
—	1	3	1	1	2	3	—	1	1	1	2
4	—	—									

Rein männlich waren von denselben also 1, rein weiblich 3, vollständig gemischt 2; männliche und weibliche Infloreszenzen auf demselben Thallus wiesen auf 3, männliche und gemischte Infloreszenzen 3, weibliche und gemischte Infloreszenzen 10, männliche, weibliche und gemischte Infloreszenzen 3:

♂ : 1; ♀ : 3; ☿ : 2; ♂ + ♀ : 4; ♂ + ☿ : 3; ♀ + ☿ : 10; ♂ + ♀ + ☿ : 3.

d) *D. trichocephala.* Böschungen am Wege und Abhänge im Talkessel von Tjiburrum, 2. Jan. 1906.

Von 266 Infloreszenzen waren 51 männlich, 113 weiblich und 102 gemischt. 74 Sprosse mit je zwei Infloreszenzen zeigten die folgenden Combinationen:

2 ♂ : 6; 2 ♀ : 15; 1 ♂ + 1 ♀ : 13, 1 ♂ + 1 ☿ : 6; 1 ♀ + 1 ☿ : 20; 2 ☿ : 14.

Sprosse mit drei und vier Infloreszenzen:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
—	—	3	—	3	—	1	—	2	—	1	2
1	2	—	2	—	1						
—	3	1	—	1	3	3	—	1	3	—	1

Es trugen von diesen Sprossen also nur weibliche Infloreszenzen 1; nur gemischte 1; männliche und weibliche 1; männliche und gemischte 4, und weibliche zusammen mit gemischten 3:

♂ : 0; ♀ : 1; ☿ : 1; ♂ + ♀ : 1; ♂ + ☿ : 4; ♀ + ☿ : 3; ♂ + ♀ + ☿ : 0.

4. *D. trichocephala.* An den schattigen Böschungen der Strasse über den Poentjak, Megamendong. Westjava, (zum Teil untermischt mit Rasen von *D. velutina*), 12. Jan. 1906.

Untersuchte Infloreszenzen 586. Davon waren männlich 226,

weiblich 74, androgyn 286. Von doppelt gegabelten Sprossen mit zwei Infloreszenzen trugen:

2 ♂ : 45; 2 ♀ : 7; 1 ♂ + 1 ♀ : 9; 1 ♂ : 1 ☿ : 28; 1 ♀ + 1 ☿ : 22; 2 ☿ : 53.

An den 36 Sprossystemen mit drei oder vier Infloreszenzen traten diese in nachfolgenden Zusammenstellungen auf:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
3	—	—	2	—	1	—	—	3	1	—	2
2	—	1	—	—	3	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	2	—	—	2	1	3	—	—
2	1	—	1	—	2	—	—	3	2	—	1
1	1	1	—	—	3	2	—	1	1	—	2
2	—	1	—	—	3	1	—	2	1	2	—
3	—	—	3	—	—	1	—	2			
3	—	1	1	—	3	2	—	2	3	—	1
3	—	1	—	1	3	4	—	—	2	1	1
—	1	3.									

Ausschliesslich männliche Infloreszenzen trugen also von den untersuchten Pflanzen 5, ausschliesslich gemischte 7, männliche und weibliche 1, männliche und gemischte 15, weibliche und gemischte 3 und männliche, weibliche und gemischte deren 5:

♂ : 5; ♀ : 0; ☿ : 7; ♂ + ♀ : 1; ♂ + ☿ : 15; ♀ + ☿ : 3; ♂ + ♀ + ☿ : 5.

5. *D. trichocephala.* Auf Steinen, in einem ausgetrockneten Bachbette inmitten des Urwaldes, am linken Ufer des Tjiapoes, (Salak). Reich fruktifizierend, 18. Febr. 1906.

Von 524 Infloreszenzen waren 192 männlich, 53 weiblich und 279 androgyn. Auf 136 Sprosse mit je zwei Infloreszenzen kamen die nachfolgenden Combinationen:

2 ♂ : 50; 2 ♀ : 1; 1 ♂ + 1 ♀ : 2; 1 ♂ + 1 ☿ : 17; 1 ♀ + 1 ☿ : 17; 2 ☿ : 49.

Von den 29 Sprossen mit drei und vier Infloreszenzen besassen ausschliesslich männliche Infloreszenzen 2, ausschliesslich androgyne 8, männliche und weibliche 1, männliche und androgyne 9, weibliche und androgyne 6, männliche, weibliche und androgyne 3:

♂ : 2; ♀ : 0; ☿ : 8; ♂ + ♀ : 1; ♂ + ☿ : 9; ♀ + ☿ : 6;
♂ + ♀ + ☿ : 3.

6. *D. trichocephala.* Abhänge des Totentales (Sitsimat) im Dienggebirge, Mitteljava, 8. April 1906.

55 Rezeptakeln: 11 männliche, 21 weibliche, 23 gemischte. 13 Sprosse mit zwei Rezeptakeln zeigten die nachfolgenden Combinationen:

2 ♂ : 1; 2 ♀ : 2; 1 ♂ + 1 ♀ : 1; 1 ♂ + 1 ☿ : 1; 1 ♀ +
1 ☿ : 4; 2 ☿ : 4.

7. *D. trichocephala* an Steinen und in Höhlungen der Felswände in der Umgebung des Wasserfalles Ajer tadjoen oberhalb Soengei-Poear am Merapi, Padanger Oberland, Sumatra. 14. Mai 1906.

Das gesammelte Material enthielt 90 Rezeptakeln, worunter 13 männliche, 33 weibliche und 44 gemischte.

8. *D. trichocephala* an den Rändern von Gräben und kleinen Bächen am Abhange des Vulkanes Singalang (Padanger Oberland) Sumatra, 24. Mai 1906. Das an mehreren getrennten Standorten gesammelte Material enthielt 593 Infloreszenzen, davon waren 153 männlich, 53 weiblich, 387 androgyn. 157 Sprosse mit zwei Infloreszenzen zeigten folgende Combinationen:

2 ♂ : 20; 2 ♀ : 5; 1 ♂ + 1 ♀ : 12; 1 ♂ + 1 ☿ : 28;
1 ♀ + 1 ☿ : 8; 2 ☿ : 84.

Thallusstücke mit drei und vier Infloreszenzen zeigten folgende Zusammenstellung von männlichen, weiblichen und gemischten Ständen:

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
1	—	2	—	—	3	1	—	2	—	—	3
—	—	3	—	—	3	—	2	1	1	—	2
1	—	2	—	—	3	—	—	3	—	—	3
—	—	3	2	—	1	—	1	2	—	1	2
—	—	3	3	—	—	2	1	—	3	—	—
—	—	3	—	2	1	2	1	—	1	—	2
3	—	—	1	—	2	1	—	2	—	—	3
—	1	2	—	—	3	—	—	3	1	—	2
1	—	2	—	—	3	1	—	2	—	—	3

♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
3	—	—	1	—	2	2	—	1			
—	—	4	—	1	3	4	—	—	2	1	1
—	—	4	3	—	1	—	1	3	4	—	—
—	1	3	4	—	—.						

Von diesen 49 Thallusstücken mit drei und mehr Infloreszenzen wiesen 7 ausschliesslich männliche, 17 ausschliesslich gemischte, 2 männliche und weibliche auf; 14 hatten neben gemischten auch rein männliche, 8 neben gemischten auch rein weibliche Infloreszenzen und 1 Thallusstück wies je eine männliche, weibliche und gemischte Infloreszenz auf:

♂ : 7; ♀ : 0; ☿ : 17; ♂ + ♀ : 2; ♂ + ☿ : 14; ♀ + ☿ : 8; ♂ + ♀ + ☿ : 1.

VI. Ergebnisse der Beobachtungen über die Verteilung der männlichen und weiblichen Sexualstände und das Vorkommen androgyner Infloreszenzen bei den javanischen Dumortieraarten.

Aus den beiden voranstehenden Kapiteln ist zu ersehen, dass die Art der Fruktifikation von *D. velutina* und *D. trichocephala* nach verschiedenen Richtungen auffallend verschieden ist. *D. velutina* zeigt vorwiegend rein männliche und rein weibliche Infloreszenzen. Die Ausbildung androgyner Rezeptakeln findet bei dieser Art nur ausnahmsweise statt. Sie verhält sich ähnlich wie andere Marchantiaceen, bei welchen, wie z.B. von Göbel und Leitgeb für *Preissia commutata* berichtet worden ist, ebenfalls *gelegentlich* neben eingeschlechtlichen Infloreszenzen androgyne auftreten. Das Verhältnis von männlichen, weiblichen und gemischten Infloreszenzen ist, wie aus der nachfolgenden Zusammenstellung hervorgeht, nicht an allen Standorten vollkommen dasselbe:

STANDORT:	♂ Infl.	♀ Infl.	☿ Infl.	Gesamtzahl der Infl.
1.) *D. velutina.* Böschung eines Grabens im botan. Garten zu Buitenzorg. 16. Jan. 1906.	70	106	3	179
2.) *D. velutina.* Ufer eines Baches in der Umgebung von Buitenzorg, 13. Jan. 1906	66	86	—	152
3a.) *D. velutina.* Felswand am rechten Ufer des Tjiapoes (Salak), 12. Dez. 1905	146	252	5	403
3b.) *D. velutina* von demselben Standorte. 18. Febr. 1906	213	256	11	480
4a.) *D. velutina.* Ufer des Tjibodas. 24. Dez. 1905.	208	267	5	480
4b.) *D. velutina* von demselb. Standorte. 12. Jan. 1906.	86	136	3	225
5.) *D. velutina.* Urwald v. Poesoek, Lombok, 24. März 1906.	84	97	2	183
6a.) *D. velutina.* Hohlweg zwischen Fort de Kock und Matoer. Sumatra. 7. Mai 1906. . .	51	106	1	158
6b.) *D. velutina.* Abstieg v. Poentjak boekit nach Bajoer. Sumatra. 9. Mai 1906.	33	54	1	88
6c.) *D. velutina.* In der Aneischlucht, Sumatra. 23. Mai 1906	39	121	1	161
6d.) *D. velutina.* Weg am Goenong telaga koembang. Sumatra. 22. Mai 1906	88	195	2	285
	1084	1676	34	2794

Die Rasen von *D. velutina* des Standortes in der Umgebung von Buitenzorg wiesen unter 152 Infloreszenzen keine einzige androgyne auf. Unter 692 Infloreszenzen von vier verschiedenen Standorten im Padanger Oberland (Sumatra) waren 5 gemischte Stände, während 480 Infloreszenzen von Pflanzen aus der Tjiapoes-Schlucht am Salak deren 11 enthielten. Von den 2794 Infloreszenzen der an den 9 Standorten gesammelten Pflanzen waren 1084 rein männlich, 1676 rein weiblich und 34 gemischt. Im Durchschnitt kommt auf 100 Infloreszenzen ein androgyner Fruchtstand. Mehr als den Durchschnitt weisen die Stände aus der Tjiapoes-Schlucht (3a & 3b) und aus der Umgebung von Tjibodas (4a & 4b) auf. Es ist aber nicht ausgeschlossen, dass nicht alle der in diesem Material gezählten androgynen Infloreszenzen wirklich zu *D. velutina* gehörten. Es finden sich diese Standorte in Höhenlagen, in welchen ebenfalls *D. trichocephala* gedeiht; in den Rasen von *D. velutina* kamen also möglicherweise einzelne Pflanzen von *D. trichocephala* vor, deren Infloreszenzen dann

mitgezählt worden sind. Vollständig aus *D. trichocephala* und *velutina* gemischte Rasen fand ich in ähnlicher Höhenlage am Megamendong-Gebirge sehr häufig.

An allen Standorten fanden sich in den grösseren Rasen nebeneinander männliche und weibliche Infloreszenzen und zwar herrschten in der Anzahl stets die weiblichen Infloreszenzen vor. An den Pflanzen aus dem bot. Garten zu Buitenzorg standen 70 männliche 106 weiblichen Infloreszenzen gegenüber, an denjenigen vom Ufer des Tjiapoes (3a) 146 männlichen 252 weibliche, an denjenigen aus dem Padanger Oberland (6c) 39 männliche 121 weiblichen. Die Gesamtzahl der männlichen Infloreszenzen in dem von 9 Standorten stammenden Untersuchungsmaterial war 1084, diejenige der weiblichen dagegen 1676.

Die Untersuchung der Infloreszenzen an mehrmals gegabelten Sprosstücken mit zwei oder mehr Infloreszenzen zeigt, dass *D. velutina* ziemlich ausgeprägt *diöcisch* ist. Die grosse Mehrzahl der Sprosse mit zwei Infloreszenzen weist, wie aus der nachfolgenden Uebersicht hervorgeht, zwei männliche oder zwei weibliche Stände auf.

Standort.	2 ♂	2 ♀	1 ♂ + 1 ♀	1 ♂ + 1 ☿	1 ♀ + 1 ☿	2 ☿	Gesamtzahl.
1.	19	26	4	2	—	—	51
2.	13	23	2	—	—	—	38
3a.	33	48	9	—	—	1	91
3b.	53	65	22	1	4	1	146
4b.	18	29	11	—	3	—	61
5.	33	29	1	—	1	—	64
6a.	16	28	4	—	1	—	49
6b.	9	21	1	—	—	—	31
6c.	8	35	—	—	—	—	43
6d.	24	55	4	—	—	2	85
	226	359	58	3	9	4	659

Von 43 doppelt gegabelten Sprossen mit zwei Infloreszenzen im Untersuchungsmaterial aus der Aneischlucht (6c) trugen 8 ausschliesslich männliche Stände, die anderen 35 ausschliesslich weibliche Stände. An allen anderen Standorten aber fanden sich unter den Sprossen mit zwei oder mehr Infloreszenzen stets auch solche mit beiderlei Geschlechtsständen. Im Material von Poentjak

boekit (6b) kamen 9 Sprosse mit Antheridienständen, 21 Sprosse mit 2 Archegonienständen und 1 Spross mit einem Antheridium- und einem Archegoniumstand vor. Neben eingeschlechtlichen gibt es also auch zweigeschlechtliche Sprosse. Nach der Mehrzahl der Sprosse ist *D. velutina diöcisch*, als Ausnahme sind *autöcische* Sprosse zu verzeichnen und an diesen finden sich auch vorwiegend die androgynen Infloreszenzen. Am grössten ist die Anzahl autöcischer Sprosse an den in der Tjiapoes-Schlucht (3a & b) und der in der Umgebung von Tjibodas gesammelten Pflanzen (4b), also denselben, welche auch die grösste Anzahl androgyner Infloreszenzen aufgewiesen haben. Wie die grössere Anzahl androgyner Infloreszenzen ist auch das Vorkommen einer grösseren Zahl autöcischer Sprosse vielleicht auf Vermischung mit *D. trichocephala* zurückzuführen. In der Gesamtzahl der an allen Standorten gesammelten Sprosse mit 2 Infloreszenzen stehen dennoch die autöcischen weit hinter den rein weiblichen und rein männlichen zurück. Neben 226 Sprossen mit zwei männlichen Infloreszenzen und 359 mit zwei weiblichen sind 58 autöcische und ferner 16 im gewissen Sinne ebenfalls autöcische, an welchen aber eine oder beide Infloreszenzen *androgyn* ausgebildet sind. Insgesamt sind 89 % aller Sprosse mit zwei Infloreszenzen diöcisch, 11 % typisch autöcisch oder autöcisch mit gemischten Infloreszenzen.

Sprosse mit 3 oder mehr Infloreszenzen waren im Material sämtlicher Standorte nur 46 vorhanden gewesen. Davon führten 20 ausschliesslich männliche, 13 ausschliesslich weibliche, 10 männliche und weibliche, 1 männliche und gemischte, 2 weibliche und gemischte Stände:

♂ : 20; ♀ : 13; ☿ : 0; ♂ + ♀ : 10; ♂ + ☿ : 1; ♀ + ☿ : 2;
♂ + ♀ + ☿ : 0.

Für *D. trichocephala* ist die Ausbildung einer grossen Anzahl androgyner Infloreszenzen, an einzelnen Standorten sogar ein Ueberwiegen derselben über die eingeschlechtlichen Stände charakteristisch. Die erste Zählung der männlichen, weiblichen und gemischten Infloreszenzen, die ich am 17. Dez. 1905 an einer kleinen Menge des im Walde von Tjibodas gesammelten

Materials vornahm, ergab die überraschende Tatsache, dass unter 194 Infloreszenzen neben 42 männlichen und 54 weiblichen nicht weniger als 98 androgyne Geschlechtsstände, also mehr als die Hälfte der Gesamtzahl, vorhanden waren. Die späteren Zählungen an Pflanzen von den verschiedenen Standorten aus der näheren und weiteren Umgebung der Gebirgsstation Tjibodas, der anderen Standorte in West- und Mitteljava, von Sumatra, ergaben stets, wenn nicht überall ein Vorherrschen der androgynen Infloreszenzen, so doch das Vorkommen einer sehr grossen Zahl von solchen. Die Zahlenverhältnisse der männlichen, weiblichen und gemischten Infloreszenzen der untersuchten Pflanzen sind in der nachfolgenden Liste zusammengestellt:

STANDORT:	♂ Infl.	♀ Infl.	☿ Infl.	Gesamtzahl der Infl.
1. *D. trich.* Weg n. Huis ten Bosch. Tjibodas.	73	79	93	245
2a. „ „ Tarawas XI Tjibodas	140	167	210	517
2b. „ „ „ „ „	272	158	161	591
2c. „ „ „ „ „ 17. Dez. 1905.	263	111	396	770
2c. „ „ „ „ „ 7. Jan. 1906.	213	50	237	500
3a. „ „ am Wege n. Tjiburrum. Gedehgebirge	70	34	68	172
3b. „ „ „ „ „ „ „	75	179	101	355
3c. „ „ „ „ „ „ „	192	199	201	592
3d. „ „ „ „ „ „ „	51	113	102	266
4. „ „ von d. Strassenböschung am Megamendong	226	74	286	586
5. „ „ aus der Tjiapoesschlucht (Salak) . .	192	53	279	524
6. „ „ aus dem Krater Sitsimat (Dienggebirge)	11	21	23	55
7. „ „ in der Umgebung des Wasserfalles am Merapi	13	33	44	90
8. „ „ von den Abhängen des Singalang, Sumatra.	153	53	387	593
	1944	1324	2588	5856

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, dass an den Pflanzen von drei Standorten (2c, 5 & 8) die androgynen Infloreszenzen mehr als die Hälfte der Gesamtzahl ausmachen. An den Pflanzen von 7 Standorten ist die Anzahl der androgynen Infloreszenzen kleiner als die Hälfte der Gesamtzahl, aber grösser als diejenige der männlichen und diejenige der weiblichen Stände. An den Pflanzen von vier Standorten wird die Anzahl der androgynen

Infloreszenzen von der Zahl der männlichen oder der weiblichen, an keinem einzigen Standorte aber sowohl von der Zahl der männlichen und der weiblichen übertroffen. Da auch in der Gesamtzahl von 5856 untersuchten Infloreszenzen 1944 männlichen und 1324 weiblichen 2588 androgyne Infloreszenzen, also fast die Hälfte der Gesamtzahl, gegenüber stehen, *so muss die androgyne Infloreszenz als die bei D. trichocephala vorherrschende bezeichnet werden.* Im Gegensatze zu *D. velutina* überwiegen unter den reinen Infloreszenzen die männlichen. Durch die Ausbildung der gemischten Infloreszenzen kommt eine weitere beträchtliche Vermehrung der männliche Sexualzellen liefernden Strahlen zu Stande.

In gleicher Weise wie bei *D. velutina* findet man auch in den Rasen von *D. trichocephala* nebeneinander männliche und weibliche und ferner die in so grosser Anzahl vorkommenden gemischten Infloreszenzen. Ihre Verteilung auf die einzelnen Sprosse ist dagegen wesentlich anders als bei *D. velutina*. Hierüber geben uns wieder die Sprosse mit zwei und mehr Infloreszenzen am besten Aufschluss. In der nachfolgenden Uebersicht sind die Zahlenverhältnisse der Infloreszenzen, zunächst der Sprosse mit zwei Ständen, von allen Standorten, welche Material zur Untersuchung geliefert hatten, zusammengestellt:

Standort.	2 ♂	2 ♀	1 ♂ + 1 ♀	1 ♂ + 1 ☿	1 ♀ + 1 ☿	2 ☿	Gesamtzahl.
1.	11	6	11	9	11	21	69
2a.	21	19	12	30	38	29	149
2b.	55	26	17	17	18	29	162
2c. 17. Dez. 05.	45	9	17	56	25	72	224
7. Jan. 06.	44	2	8	33	13	45	145
3a.	15	2	9	15	13	14	68
3b.	6	22	11	7	13	12	71
3c.	19	22	28	21	25	29	144
3d.	6	15	13	6	20	14	74
4.	45	7	9	28	22	53	164
5.	50	1	2	17	17	49	136
6.	1	2	1	1	4	4	13
7.	—	—	—	—	—	—	—
8.	20	5	12	28	8	84	157
	338	138	150	268	227	455	1576

Während bei *D. velutina* Sprosse mit einerlei Infloreszenzen weitaus überwiegen, bleiben dieselben bei *D. trichocephala* an jedem der in der Liste verzeichneten Standorte in der Minderzahl. Im Material vom achten Standorte (Singalang Sumatra) hatten von 157 Sprossen mit zwei Infloreszenzen nur 20 ausschliesslich männliche und 5 weibliche Infloreszenzen. Typisch autöcische Sprosse mit einer männlichen und einer weiblichen Infloreszenz waren 12 zu verzeichnen. An den übrigen Ständen kombinierte sich die Autöcie mit Androgynöcie in der Art, dass 28 Sprosse eine männliche und eine androgyne, 8 Sprosse eine weibliche und eine androgyne und 84 Sprosse zwei androgyne Infloreszenzen aufwiesen. 25 Sprossen mit diöcischer Geschlechtsverteilung stehen nicht weniger als 132 mit autöcischer im weiteren Sinne des Wortes gegenüber. In ähnlichem Verhältnis steht die Zahl der Sprosse mit einerlei Geschlechtsständen zu denjenigen mit zweierlei oder ausschliesslich androgynen Ständen auch an allen anderen Standorten. Von der Gesamtzahl der untersuchten 1576 Sprosse mit zwei Infloreszenzen weisen nur 476 Infloreszenzen e i n e Art von Sexualorganen auf, während 1100 Sprosse Archegonien und Antheridien in verschiedener Gruppierung, auf zwei getrennt geschlechtlichen einfachen Infloreszenzen, auf einfachen und gemischten oder ausschliesslich auf gemischten Infloreszenzen, enthalten. Neben Sprossen mit nur männlichen oder nur weiblichen Infloreszenzen finden sich in einem Rasen wohl doppelt so viele andere mit männlichen und weiblichen, männlichen und weiblichen zusammen mit gemischten oder mit ausschliesslich gemischten Infloreszenzen vor.

Noch wichtiger als die Sprosse mit zwei Infloreszenzen sind für den Aufschluss über die Verteilung der Geschlechter diejenigen mit drei, vier oder mehr Infloreszenzen. Die Anzahl der möglichen Combinationen ist an solchen Sprossen viel grösser. Bei der Besprechung der Pflanzen der einzelnen Standorte, wie in der nachfolgenden Zusammenstellung sind dieselben in wenigen Hauptrubriken zusammengefasst.

Standort.	♂	♀	☿	♂ + ♀	♂ + ☿	♀ + ☿	♂ + ♀ + ☿	Gesamtzahl.
2a.	1	2	3	3	6	10	4	29
2b.	3	3	0	4	4	7	1	22
2c. 17. Dez. '05.	5	1	18	3	22	17	9	75
2c. 7. Jan. '06.	4	0	12	0	20	10	6	52
3b.	1	6	2	4	3	8	4	28
3c.	1	3	2	4	3	10	3	26
3d.	0	1	1	1	4	3	0	10
4.	5	0	7	1	15	3	5	36
5.	2	0	8	1	9	6	3	29
8.	7	0	17	2	14	8	1	49
	29	16	70	23	100	82	36	356

Bei der auf drei oder vier vermehrten Anzahl der Infloreszenzen auf einem Spross und die dadurch ermöglichte mannigfaltigere Combination verschiedener Stände treten die Sprosse mit einerlei einfachen Infloreszenzen an Zahl noch mehr zurück. In grösster Anzahl sind an den Pflanzen aller Standorte Sprosse mit einfachen und gemischten Ständen vertreten, dann solche mit nur gemischten Infloreszenzen; weniger häufig sind Sprosse mit beiderlei einfachen und gemischten Ständen, solche mit rein männlichen und weiblichen, ausschliesslich männlichen, und in kleinster Anzahl sind die ausschliesslich weibliche Infloreszenzen tragenden Sprosse vorhanden. Von der Gesamtzahl der untersuchten Sprosse mit zwei Infloreszenzen machen diejenigen mit nur einerlei Infloreszenzen 30 % aus. Unter den Sprossen mit drei und vier Infloreszenzen sinkt ihre Anzahl auf 13 %. Die Zusammenstellung der Geschlechterverteilung an den Sprossen mit drei und vier Infloreszenzen zeigt also noch in ausgeprägterem Grade als diejenige der Sprosse mit zwei Infloreszenzen, dass *D. trichocephala* nicht wie *D. velutina* und die grosse Mehrzahl der *Marchantioideae Compositae diöcisch*, sondern *autöcisch* ist und zwar derart, dass nicht nur an verschiedenen vegetativen Zweigen derselben Pflanze die verschieden geformten männlichen und weiblichen Infloreszenzen vorkommen, sondern auch von den Strahlen desselben Receptaculums die einen männliche, die anderen weibliche Geschlechtsorgane erzeugen. Die Autöcie von

D. trichocephala ist gepaart mit einer Umwandlung der einfachen in androgyne Infloreszenzen.

Dieses Ergebnis ist durch die vorliegende Untersuchung zunächst nur für die *D. trichocephala* des malayischen Archipels gesichert. Es bliebe zu untersuchen, ob die weit verbreitete Art das gleiche Verhalten auch in Mittel- und Südamerika, auf den Sandwichinseln und den anderen Standorten zeigt, an denen sie schon gefunden worden ist. Es erscheint dies aus folgenden Gründen sehr wahrscheinlich. *D. trichocephala* ist nach verschiedenen Autoren synonym mit den anderen in den älteren Florenwerken aufgeführten *Dumortiera*arten, im besonderen mit der ebenfalls weit verbreiteten *D. hirsuta* und der zuerst in Irland, später in Italien, den Pyrenäen und auf den kanarischen Inseln gefundenen *D. irrigua*. Für *D. irrigua* ist nun, wie ich nachträglich beim Studium der Literatur ersah, in der älteren Literatur das Vorkommen androgyner Infloreszenzen mehrmals nach einem Funde von Taylor in Irland angeführt worden. Nach Wilson, Taylor, Lindberg und *Nees ab Esenbeck* wächst *D. irrigua* in Irland in feuchten, schattigen Felsklüften in der Nähe der Bäche. Sie wurde von Taylor 1820 bei der Blackwater-Brücke in der Baronie Dunkerron ohne Fruktifikationsorgane gefunden. Mit solchen fanden sie Wilson und Taylor 1829 an der Turc Cascade bei Killarney.

Die Fruktifikation von *D. irrigua* ist nach Taylor (l. c. pag. 391) meistens diöcisch, seltener monöcisch, zuweilen auch androgynisch. Im letzteren Falle trägt derselbe Stiel einen halb weiblichen, halb männlichen „Blütenboden" und er fügt hinzu: „In hoc casu notatu dignum est dum capsulae vigent antherae longe antea officiis functae semper effoetae: undè forsitan ponere licet quod in omnibus stirpibus phanerogamis datur, pollinis effusionem seminum maturitati antecedere." Später scheint er die androgynische Fruktifikation noch häufiger gesehen zu haben und schreibt 1836 in Mackays Flora Hiberniae (2. pag. 54.): "The fructification is commonly dioicous, sometimes monoicous and not very rarely androgynous as observed in Marchantia androgyna (Preissia commutata)". Wie schon von den älteren Autoren

hervorgehoben worden ist, stimmt *D. irrigua* in der ganzen Tracht mit *D. hirsuta R. Bl. et N. ab E.* überein und ist später mit derselben, neuerdings auch mit *D. trichocephala* zu einer Art vereinigt worden. Der Wechsel von diöcischen und monöcischen Sprossen in demselben Rasen und die Ausbildung zahlreicher androgyner Infloreszenzen sind also Merkmale, welche der über den ganzen Tropengürtel und ausgedehnte subtropische Gebiete verbreiteten *Dumortiera*art an weit auseinandergelegenen Standorten zukommen und bei sorgfältiger Durchmusterung wohl auch an den Pflanzen aller anderen Standorte festzustellen sein werden.[1])

VII. Zur Phylogenie von Dumortiera.

Zum Schlusse soll noch kurz untersucht werden, in welchem genetischen Verhältnisse bei den beiden verwandten Arten, *D. velutina* und *trichocephala*, die Diöcie der ersteren zur Monöcie und Ausbildung androgyner Infloreszenzen der zweiten steht.

Die Frage nach dem ursprünglichen Verhalten der Gattung ist namentlich unter Berücksichtigung der Verhältnisse bei *Preissia* nicht schwer zu beantworten. Die *Marchantioideæ Compositæ* sind durch das Vorkommen verschieden geformter männlicher und weiblicher Infloreszenzen charakterisiert und in der Mehrzahl diöcisch. In verschiedener Gestalt, die männlichen als sitzende oder kurz gestielte Scheiben, die weiblichen in späteren Entwicklungsstadien als langgestielte, strahlig gebaute Hüte oder Schirme, treten die Infloreszenzen auch bei *D. velutina* in *diöcischer* Verteilung auf. Bei *D. trichocephala* finden sich ähnliche männliche und weibliche Infloreszenzen, meistens aber nicht in diöcischer, sondern in *monöcischer* Anordnung. Sie stimmt hierin überein mit *Wiesnerella javanica*, einer zuerst von Schiffner [2]) beschriebenen Gattung der Marchantiaceen. *Wiesnerella* nähert

1) Im Oktober dieses Jahres (1908) zeigte mir Herr Prof. Göbel die *Dumortiera*-kulturen in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in München. An einem ziemlich reichlich fruktifizierenden Rasen einer als „*D. irrigua* Hamburg 1896" überschriebenen Kultur waren neben jungen männlichen und weiblichen Infloreszenzen auch androgyne vorhanden.

2) Schiffner V., Wiesnerella, eine neue Gattung der Marchantiaceen. Oesterreichische botan. Zeitschrift. 46. Jahrg. Wien 1896. S. 82—88.

sich im vegetativen Bau der Gattung *Lunularia*, in der Gestalt der beiderlei Rezeptakeln und der Sporogonien dagegen der Gattung *Dumortiera* und hat im Gedehgebirge auf Java mit *D. trichocephala* auch eine Anzahl gemeinschaftlicher Standorte.

Es ist naheliegend, eine Beziehung zwischen der Monöcie dieser beiden zusammen vorkommenden, verwandten Formen und den dem Typus der diöcischen Marchantiaceen nicht entsprechenden ökologischen Bedingungen ihrer Standorte zu suchen und anzunehmen, die Monöcie dieser hygrophil gewordenen Arten sei sekundär wieder aus der früher herrschenden Diöcie hervorgegangen. Anhaltspunkte für die Richtigkeit dieser Annahme sind allerdings nur wenige vorhanden. Wahrscheinlich gemacht wird sie im Besonderen durch das Auftreten einer grossen Zahl androgyner Infloreszenzen bei der monöcischen *D. trichocephala* und der wiederholten Beobachtung solcher Stände bei der gelegentlich ebenfalls monöcischen *D. celutina*, sowie bei *Preissia commutata*. Es geht daraus hervor, dass die Umbildung ganzer Sprossysteme zu verschieden geformten, männlichen und weiblichen Infloreszenzen in der Phylogenie der Marchantiaceen nur an *diöcischen* Formen möglich gewesen ist. Wenn nun auch die androgynen Infloreszenzen aus Strahlen derselben morphologischen Differenzierung zusammengesetzt sind, wie sie in den rein männlichen und weiblichen Infloreszenzen vorkommen, spricht dies dafür, *dass die zur Androgynöcie führende Monöcie erst eingetreten ist, nachdem an einer diöcischen Urform die Umwandlung bestimmter Sprossysteme in besonders geformte männliche und weibliche Stände bereits erfolgt war.* Trotzdem also durch die Combination männlicher und weiblicher Strahlen innerhalb einer Infloreszenz kompliziertere Formen geschaffen werden, also scheinbar eine höhere Differenzierung erreicht wird, ist doch die Ausbildung dieser gemischten Infloreszenzen vergleichend morphologisch als ein Stadium eines Rückbildungsprozesses aufzufassen. Die Ausbildung androgyner Infloreszenzen ist ein sekundäres, im Laufe der Zeit erworbenes Merkmal der Pflanze, etwa vergleichbar der Reduktion, welche in der vegetativen Sphäre derselben ebenfalls sekundär stattgefunden hat. *D. trichocephala*

muss also nach Gestalt und Verteilung seiner Geschlechtsstände im Vergleich zu *D. velutina* als *genetisch jünger* bezeichnet werden. Es stimmt dies auch gut zu der Tatsache, dass die letztere Art im vegetativen Bau dem Typus der höher differenzierten Marchantiaceen ebenfalls noch bedeutend näher steht als *D. trichocephala*. Es ist nicht ausgeschlossen, dass zwischen den in der vegetativen und in der generativen Sphäre von *Dumortiera* erfolgten Rückbildungen bestimmte Beziehungen existieren, Monöcie und Androgynöcie ebenfalls eine Anpassung an die besonderen Standortsbedingungen bilden, denen sich der Thallus unter Rückbildung der Marchantiaceenstruktur angepasst hat. Sicher steht, dass durch eine räumlich weniger strenge Trennung der beiderlei Infloreszenzen, als sie bei vielen Marchantiaarten, bei *Lunularia* etc. besteht, die Vereinigung der Geschlechtszellen besonders an häufig überschwemmten Standorten eher möglich wird. In dieser Richtung ist für die beiden hygrophilen *Dumortiera*arten die gleichmässige Verteilung männlicher und weiblicher Sexualstände in jedem Rasen, für *D. trichocephala* der vollständige Uebergang von der Diöcie zur Monöcie und am meisten natürlich die Ausbildung männlicher Strahlen mit Antheridien und Spermatozoiden am Archegonien führenden Sprossysteme von grösster Bedeutung. Am gesichertsten ist die Befruchtung an den androgynen Infloreszenzen. Zur Zeit der Archegoniumreife an den einen Strahlen werden an den anderen desselben Standes bereits die ersten Antheridien entleert. Ein Wassertropfen, der, auf einen gemischten Stand auffallend, die Entleerung der reifen Antheridien ermöglicht und die Spermatozoiden aufnimmt, wird an der zu dieser Zeit noch sitzenden Infloreszenz durch die Borsten- und Ventralschuppen festgehalten, und die Spermatozoiden finden ihren Weg leicht zu den Archegonien der anderen Strahlen des Standes. Da *Dumortiera* bei ausbleibender Sporenbildung nicht wie *Marchantia*, *Lunularia* u. s. w. durch Bildung von Brutknospen zu vegetativer Vermehrung und Ausbreitung befähigt ist, so ist sie auf die Produktion einer grossen Zahl von Sporen angewiesen. Der Uebergang von der Diöcie zur Monöcie und die Ausbildung der gemischten Infloreszenzen kann als eine Anpassung in dieser

Richtung aufgefasst werden. Von Bedeutung für die Verbreitung der Sporen und die Bildung neuer Pflanzen ist auch, dass bei *D. trichocephala* im Gegensatz zu den diöcischen Marchantiaceen eine bestimmte Periodizität in der Fruktifikation nicht existiert. Während bei diesen und an einzelnen Standorten auch bei *D. velutina* alle männlichen und weiblichen Infloreszenzen eines Rasens fast gleichmässig entwickelt sind, die Sporenreife also innerhalb einer bestimmten Zeit stattfindet, habe ich an den Rasen von *D. trichocephala* zu jeder Jahreszeit alle Entwicklungsstadien der Infloreszenzen angetroffen. Die Prozesse der Sporenbildung und Sporenausstreuung finden also das ganze Jahr hindurch statt. Für die Ausbreitung ist dies um so vorteilhafter, als ja an den meisten Standorten, in den feuchten tropischen Gebirgswäldern, die Keimungs- und Wachstumsbedingungen während des ganzen Jahres annähernd konstant sind.

In allen untersuchten Rasen von *D. trichocephala* war die Fruktifikation eine ausserordentlich reichliche. In den rein weiblichen wie in den gemischten Ständen erfolgte fast ausnahmslos in jedem Archegonien führenden Strahl die Ausbildung eines Sporogoniums. Von früheren Autoren ist für *D. trichocephala* und die damit synonyme *D. hirsuta* eine spärliche und unregelmässige Fruktifikation angegeben worden. Von den 7—9 Lappen eines Standes sollen manchmal nur zwei bis drei fruchtbar sein. Diese Angabe ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass eben in den zahlreich vorkommenden gemischten Ständen die männlichen Strahlen, die zur Zeit der Sporogoniumreife schon längst funktionslos und undeutlich geworden sind, als steril gebliebene weibliche Strahlen angesehen wurden.

Zürich, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität.

FIGURENERKLÄRUNGEN ZU TAFEL XVIII—XXIV.

TAFEL XVIII.

Dumortiera velutina Schiffn.

Fig. 1: Thallusstücke von *D. velutina*. In den beiden Scheitelbuchten verschieden weit entwickelte, weibliche Stände. Rechts junger Stand. Rand noch wenig gebuchtet; über denselben ragen die ventralen Schuppen und Haare, einen breiten Kragen bildend, hervor. Links ein älterer, bereits grosse Sporogonien enthaltender, aber ebenfalls noch sitzender, weiblicher Stand. Rand gebuchtet, Oberseite vollständig kahl. Mittelrippe des Thallus stark hervortretend und ebenso die auf der Unterseite befindlichen im Bogen von der Mittelrippe zum Rande verlaufenden Ventralschuppen und Rhizoidenbüschel. Vergr. 3/1.

Fig. 2: Antheridienstand in der Scheitelbucht eines Sprosses. Oberseite desselben flach, in der Mitte leicht eingesenkt und mit einem Kranz von kurzen Borsten umrandet. Vergr. 3/1.

Fig. 3: Querschnitt durch den Thallus. Chlorophyllhaltige oberste Rindenzellschicht (o E.) mit den dicht gedrängt aufsitzenden, chlorophyllhaltigen Assimilationszellen; u. E=untere, ebenfalls chlorophyllhaltige Epidermis. In den Zellen der oberflächlichen Zellschichten wie in den eigentlichen Assimilationszellen sind die Chlorophyllkörner von scheibenförmiger Gestalt. In den grossen Zellen der inneren Schichten dagegen enthalten die Chromatophoren grosse Stärkekörner, die teils einfach, teils zwei- bis dreifach zusammengesetzt sind. Dicke des Thallus an der gezeichneten Stelle 189 μ. Vergr. 180/1.

Fig. 4: Querschnitt des Thallusrandes. Eine Schicht grosser Innenzellen wird oben und unten von den Oberflächenzellschichten bedeckt. Auf der oben begrenzenden Zellschicht sitzen in Gruppen die kleinen papillen- oder kegelförmigen Zellen. Dicke des Thallus an der gezeichneten Stelle 82 μ. Höhe der Zellen der mittleren Schicht 44 μ. Vergr. 180/1.

Fig. 5: Thallusrand im Querschnitt. Die Assimilationszellen kommen am Rande nur noch in kleiner Anzahl vor. Die Schicht der mittleren Zellen ist weniger hoch geworden. Die beiden Oberflächen-Zellschichten sind ziemlich chlorophyllreich. Vergr. 180/1.

Fig. 6: Gruppe von Epidermis-und Assimilationszellen aus einem Thallusquerschnitt. Die Membran der Assimilationszellen weist am Scheitel kleine Wärzchen auf, welche nach der *Flemming*'schen Dreifachfärbung intensiver gefärbt erscheinen als die übrigen Teile der Membran. Im Inneren der Zellen Chlorophyll-und Stärkekörner. Vergr. 780/1.

Fig. 7: Flächenansicht der Thallusoberseite. Von den Luftkammern der Marchantiaceen sind die senkrecht zur Oberfläche stehenden Wände (W) ausgebildet. Zwischen denselben stehen dicht gedrängt die in der Oberflächenansicht kreisförmig erscheinenden Assimilationszellen (A). Bei tieferer Ein-

stellung werden die Zellen der obersten Rindenzellschicht sichtbar (o R). Vergr. 180/1.

Fig. 8: Thallusrand an der Scheitelbucht mehrschichtig und in schuppenartige Fortsätze auslaufend. Die Schuppen sind grösstenteils einschichtig, nur an wenigen Stellen zweischichtig. Ihre Zellen sind chlorophyll- uud stärkelos. Vergr. 180/1.

Fig. 9: Querschnitte durch eine Gruppe einschichtiger Ventralschuppen. Vergr. 180/1.

Fig. 10: Schnitt durch das Oberflächengewebe eines Antheridienstandes. Die Assimilationszellen fehlen hier fast vollständig. Einzelne Oberflächenzellen haben eine Tangentialteilung erfahren und die äussere der beiden Zellen hat sich halbkugelig vorgewölbt. Vergr. 180/1.

Fig. 11: Querschnitte durch Zäpfchenrhizoiden in der Ventralfurche eines Thallus. Vergr. 780/1.

TAFEL XIX.

Dumortiera velutina Schiffn.

Fig. 12: Querschnitt durch die Mittelrippe des Thallus. Dicke desselben an der gezeichneten Stelle 398 μ. A=papillenartiges Assimilationsgewebe der Oberseite, darunter grossmaschiges, stärkereiches Gewebe (St). Ueber der Ventralfurche ein kleinzelliges, stärkefreies Gewebe, das rings von stärkehaltigen Zellen umschlossen wird (v). Auf der Unterseite ist eine Ventralfurche ausgebildet, welche von kleinen Epidermiszellen begrenzt wird. Seitlich der Furche nehmen zahlreiche Ventralschuppen (v S) ihren Ursprung; zwischen denselben verlaufen Büschel von Zäpfchenrhizoiden (Rh). Vergr. 180/1.

Fig. 13: Querschnitt durch borstenförmige Haare und Zäpfchenrhizoiden. Die borstenförmigen, glatten Rhizoiden haben einen grösseren Durchmesser und meistens auch dickere Membranen als die Zäpfchenrhizoiden. Vergr. 780/1.

Fig. 14: Thalluszelle mit Oelkörper; Dimensionen der Zelle 106—115 μ; Durchmesser des Oelkörpers 74—78 μ. Vergr. 780/1.

Fig. 15: Querschnitt durch einen Thallus, Stiel und Scheibe eines Antheridienstandes. Antheridien noch nicht entleert. Sp=spermatogenes Gewebe der Antheridien. Vergr. 24/1.

Fig. 16: Querschnitt durch Thallus und Antheridienstand. Der Infloreszenzstiel ist nicht getroffen, am Thallus die Ränder der Scheitelbucht mit Ventralschuppen und Rhizoiden. Sp=spermatogenes Gewebe der Antheridien. Vergr. 24/1.

Fig. 17: Medianschnitt durch einen Thallus, den gedrungenen Stiel und den Schirm einer weiblichen Infloreszenz mit ziemlich weit entwickelten Sporogonien. Sp=Sporogonium; C=Calyptra; J = Gewebe der Infloreszenz; v S=Ventralschuppe vom Stielansatze ausgehend. Vergr. 24/1.

TAFEL XX.

D. trichocephala (*Hook.*). *N. ab E.*

Fig. 18: Doppelt gegabelter Thallusast von *D. trichocephala*. An der Scheitelbucht rechts ein Archegoniumstand, an derjenigen links eine gemischte Infloreszenz (ca. $^1/_2$ männlich und $^1/_2$ weiblich) Vergr. 3/1.

Fig. 19: Thallusstück von *D. trichocephala* mit einem Antheridienstand (rechts) und einer zu einem Viertel weiblichen und drei Viertel männlichen Infloreszenz. Vergr. 3/1.

Fig. 20: Längsschnitt durch einen jungen Archegoniumstand (im Alter dem Antheridienstand von Fig. 21 entsprechend), mit schon stark nach unten gewölbter Oberseite. Vergr. 8/1.

Fig. 21: Längsschnitt durch einen jungen, dem Thallus noch aufsitzenden Antheridienstand. Vergr. 8/1.

Fig. 22 und 23: Längsschnitte durch ältere, männliche Infloreszenzen von *D. trichocephala*. A = Antheridien, v S = Ventralschuppen, B = Borsten. Vergr. 8/1.

Fig. 24: Längsschnitt durch eine androgyne Infloreszenz (vom Aussehen der androgynen Stände in Fig. 18 und 19.) Vergr. 8/1.

Fig. 25: Längsschnitt durch eine ältere gemischte Infloreszenz (1/4 männlich, 3/4 weiblich). In den männlichen Strahlen sind noch die entleerten Antheridialhöhlungen (a) zu erkennen. In den Hüllen der stark entwickelten weiblichen Strahlen finden sich halbreife Sporogonien (Sp). v S = Ventralschuppen, B = Borstenhaare, Vergr. 8/1.

Fig. 26: Oelkörperhaltige Zelle aus einem jungen Antheridienstand In den Oelkörperzellen ist ein dicker Wandbelag aus körnigem Plasma vorhanden, in welchem ein grosser Zellkern liegt. Im Inneren der Vakuole liegt der contrahierte Oelkörper. Vergr. 780/1.

Fig. 27: Mittelrippe des Thallus von *D. trichocephala*, auf der Unterseite mit deutlich ausgeprägter Rinne, in welcher Ventralschuppen und Rhizoiden verlaufen. Vergr. 24/1.

TAFEL XXI.

D. trichocephala (Hook.) N. ab E.

Fig. 28: Epidermis der Oberseite vom Rande eines Thallusflügels. Unter den kleinen, polyedrischen Epidermiszellen die grossen Zellen des subepidermalen Gewebes. Vergr. 180/1.

Fig. 29: Untere Epidermis vom Randlappen eines Thallusscheitels. Rh = Initialzellen von Rhizoiden. J = Initialzelle einer borstenförmigen Rhizoide mit Ansatz des Haares im optischen Schnitt. Bei tieferer Einstellung wird das Netzwerk des subepidermalen Gewebes sichtbar. Vergr. 180/1.

Fig. 30: Oberseite des Thallus in der Nähe des Vegetationspunktes. In der Mitte eine sich verzweigende Seitenwand (W) der nicht mehr zur Ausbildung gelangten Luftkammern. Ueber den Oberflächenzellen erheben sich einige in der Flächenansicht kreisförmig erscheinende Assimilationszellen (A). Vergr. 180/1.

Fig. 31: Querschnitt durch eine seitliche Partie des Thallus. Dicke an der gezeichneten Stelle 225 μ, grösste Dicke 675 μ. Untere und obere Epidermis aus niedrigen, dicht zusammenschliessenden Zellen ohne vorgewölbte Aussenwände. Zellen der Oberseite mit einer feinen, durchgehenden Cuticula überdeckt. In der Epidermis der Unterseite die Insertionsstellen von zwei borstenförmigen Rhizoiden. Vergr. 180/1.

Fig. 32: Stark verbreiterter Fuss eines borstenförmigen Rhizoids in der oberen Epidermis (in der Nähe einer männlichen Infloreszenz). Uebergang der verdickten Wand der Borste in die Aussenwand der benachbarten Epidermiszellen und auf die Seitenwände der Initialzellen. Vergr. 180/1.

Fig. 33: Fuss einer dickwandigen Borste am Rande eines weiblichen Standes. Vergr. 180/1.

Fig. 34: Rhizoidenbildung an einer Schuppe von der Unterseite eines Antheridienstandes Eine grosse Anzahl von Randzellen wachsen zu Rhizoiden aus. Vergr. 180/1.

TAFEL XXII.

D. trichocephala (Hook.) N. ab E.

(Bei der Reproduktion ist diese Tafel auf $^2/_3$ Seitenlänge reduziert worden. Die Vergrösserungsangaben für die einzelnen Figuren beziehen sich auf die Originalzeichnungen. Bei Messungen an den Figuren dieser Tafel sind also die Masse mit $^3/_2$ zu vervielfachen).

Fig. 35: Partie eines Thallusquerschnittes mit der Ventralrinne. Verschieden gestaltete Schuppen und Büschel von Rhizoiden. Vergr. 180/1.

Fig. 36: Junger Antheridienstand über der Scheitelbucht eines Sprosses. Am vegetativen Spross sind einzelne Oberflächenzellen als Borsten (B) ausgebildet. Im Antheridienstand sind die Antheridien (A) und die Oelkörper (O) deutlich sichtbar. Vergr. 24/1.

Fig. 37: Ausführungskanal einer Antheridialhöhle und umgebendes Infloreszenzgewebe. Assimilationszellen fehlen. Vergr. 180/1.

Fig. 38: Junger Archegoniumstand (nach einem aufgehellten Präparate). Unter der Epidermis des halbkugeligen Standes in gleichmässiger Verteilung zahlreiche Oelzellen (O). Vom benachbarten Epidermisgewebe des Thallus aus geht eine grössere Anzahl von Borstenhaaren (B). Vergr. 24/1.

Fig. 39: Hülle auf der Unterseite eines Receptaculumstrahles eine Gruppe von acht Archegonien umschliessend (nach einem Querschnitt durch die untere Partie eines Receptaculums). Ar = Archegoniumwand, Sp = freie Spalte am Scheitel der sackartigen Hülle. Vergr. 180/1.

Fig. 40: Archegoniumgruppe aus einem Längsschnitt durch eine weibliche Infloreszenz. Die langen Hälse der Archegonien ragen über den Rand des Receptaculums hervor. Vergr. 78/1.

Fig. 41: Oberflächengewebe vom abwärts gebogenen Rande einer weiblichen Infloreszenz, mit den Insertionsstellen mehrerer borstenförmiger Rhizoiden. Um den grossen Fuss derselben sind die benachbarten Epidermis- und subepidermalen Zellen kranzförmig angeordnet. Die Verdickung der Membran erstreckt sich zum Teil über die Radial- und Innenwand des Fussteils der Borsten. Vergr. 180/1.

Fig. 42 und 43: Längsschnitte durch Archegonien. Figur 42 seitlicher, Figur 43 fast medianer Schnitt. Bauchteil wenig breiter als der Hals. Dieser besteht aus langgestreckten Zellen, von welchen diejenigen des Scheitels bereits zusammengeschrumpft sind. Vergr. 180/1.

Fig. 44: Längsschnitt durch einen Sporogoniumstand mit zwei median getroffenen Sporogonien. Sp = Sporogonium, Spf = Sporogoniumfuss, C = Calyptra, R = Gewebe des Receptaculums, Rh = Rinne im Receptaculumstiel mit Rhizoiden. Vergr. 24/1.

TAFEL XXIII.

D. trichocephala (Hook.) N. ab E.

(Bei der Reproduktion ist diese Tafel auf $^2/_3$ Seitenlänge reduziert worden. Die Vergrösserungsangaben für die einzelnen Figuren beziehen sich auf die Originalzeichnungen. Bei Messungen an den Figuren dieser Tafel sind also die Masse mit $^3/_2$ zu vervielfachen).

Fig. 45 a - 45 c: Querschnitte in verschiedener Höhe durch eine gemischte Infloreszenz (ca. $^1/_2$ männlich, $^1/_2$ weiblich). 45a = Querschnitt durch die oberste Partie des Hutteiles der Infloreszenz. Männlicher Anteil derselben (rechts) mit schwach gebuchtetem Rande; am weiblichen Anteil (links)

sind durch tiefe Einschnitte die einzelnen (6) Strahlen von einander getrennt. 45b = Querschnitt in mittlerer Höhe der Infloreszenz, rechts der durchschnittene männliche Anteil derselben. In der Mitte der zweirinnige Stiel, umgeben von durchschnittenen Schuppen, Hüllenfalten etc. Links die Schnitte durch die sechs Strahlen des weiblichen Receptaculums. 45c=Querschnitt durch eine tiefere Partie der Infloreszenz. Der männliche Anteil derselben ist nicht mehr getroffen worden. In der Mitte der zweirinnige Stiel mit den Ventralschuppen. Links die sechs Hüllen der Strahlen, je ein fast ausgewachsenes Sporogonium mit Calyptra umschliessend. In den Hüllen derselben sind meist noch die Reste der nichtbefruchteten oder nach der Befruchtung nur wenig weit entwickelten Archegonien sichtbar. Rh = Rinne des Stiels mit Rhizoiden, ♂ = männlicher Anteil der gemischten Infloreszenz, ♀ = weiblicher Anteil der Infloreszenz, Sp=Sporogonium, C=Calyptra, a Ar = abortierte Archegonien und wenig entwickelte Sporogonien. Vergr. 24/1.

Fig. 46: Querschnitt durch den unteren Teil des Hutes einer rein weiblichen Infloreszenz. In der Mitte der zweirinnige Infloreszenzstiel. Von den 15 Strahlen des Hutes sind auf der Höhe, auf welcher der Schnitt geführt worden ist, noch drei miteinander vereinigt. Vergr. 24/1.

Fig. 47: Flächenansicht eines älteren Antheridienstandes. Rand verhältnismässig stark gebuchtet. Anzahl der den Stand zusammensetzenden Strahlen nicht deutlich erkennbar. Die noch nicht entleerten jüngsten Antheridien in den peripherischen Teilen des Standes in Gruppen angeordnet. Von den zahlreichen Borsten des Randes sind nur einige wenige in der Zeichnung angedeutet. Vergr. 24/1.

Fig. 48: Querschnitt durch einen gemischten Stand. 3/4 des Standes sind männlich, 1/4 hat sich besonders entwickelt und ist in einen männlichen und einen weiblichen Teil gespalten. Der weibliche Strahl liegt tiefer als die Antheridienscheibe und ist infolgedessen auf dem gezeichneten Schnitte nur als schmaler Oberflächenstreifen sichtbar. In den nächstfolgenden Schnitten der Serie erscheint der ganze weibliche Strahl mit den Archegonien im Querschnitt. Vergr. 24/1.

Fig. 49: Zäpfchenrhizoid aus der Ventralrinne eines jungen Thallusstückes. Vergr. 780/1.

TAFEL XXIV.

D. trichocephala (*Hook.*) *N. ab E.*

Fig. 50: Doppelt gegabelter Thallusast v. *D. trichocephala*. An der Scheitelbucht rechts ein rein männlicher Stand, links ein gemischter Stand (ungefähr 3/4 männlich, 1/4 weiblich). Vergr. 3/1.

Fig. 51: Doppelt gegabelter Spross mit kleinem, unregelmässig entwickeltem Mittellappen. Die in den beiden Scheitelbuchten entstandenen androgynen Infloreszenzen sind zur Hälfte männlich, zur Hälfte aus weiblichen Strahlen zusammengesetzt. Sie stossen mit den weiblichen Hälften aneinander und haben sich gegenseitig in der Ausbildung gehindert. Vergr. 3/1.

Fig. 52 und 52a: Ziemlich regelmässig entwickelter Hut von oben (52) und von unten (52a) dargestellt. Von den 11 Strahlen haben 9 Sporogonien ausgebildet und infolge dessen sich stärker entwickelt als die steril gebliebenen. In der Mitte der Oberseite ein stumpf kegelförmiger Aufsatz. Oberseite mit einer grossen Zahl steifer Borsten besetzt. Vergr. 12/1.

Fig. 53 und 53a: Ober- und Unterseite eines gemischten Standes. Links die fünfstrahlige weibliche Hälfte, rechts der ganzrandige männliche Teil der Infloreszenz. Am männlichen Teil der

Infloreszenz ist das Vorkommen der kurzen Borsten auf den Rand der Oberseite beschränkt. Auf der weiblichen Hälfte kommen längere Borsten auf der ganzen Oberseite und an den peripherischen Partien der Unterseite in grosser Zahl vor. Vergr. 12/1.

Fig. 54: Oberseite einer androgynen Infloreszenz mit kreuzweis gelagerten männlichen und weiblichen Vierteln. Vergr. 8/1.

Fig. 55: Androgyne Infloreszenz von der Unterseite. Der kleine weibliche Teil derselben ist leicht am Vorkommen der längeren und zahlreicheren Borsten kenntlich. Vergr. 8/1.

LITERATURVERZEICHNIS.

Bolleter E., *Fegatella conica* (*L.*) *Corda*, eine morphologisch-physiologische Monographie. Beihefte z. bot. Centralblatt. Bd. 18. I Abt. 1905. pag. 327—408.

Campbell D. H., The systematic position of the Genus *Monoclea*. Botan. Gazette. Vol. 25. 1898. pag. 272—274.

Campbell D. H., The structure and develôpment of Mosses and Ferns. New York 1905.

Coker W. C., Selected notes. II. Liverworts. Botanical Gazette. Vol. 36. 1903 (Dumortiera p. 225—229).

Ernst A., Über androgyne Infloreszenzen bei Dumortiera. Berichte d. d. bot. Ges. Jahrg. 1907. Bd. XXV. Heft 8. pag. 455—464.

Garjeanne A. J. M., Die Oelkörper der Jungermanniales. Flora 92. Bd. 1903. pag. 457—482.

Göbel K., Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des Bot. Instit. in Würzburg. II. Bd. Heft III. 1880. pag. 353—436.

Göbel K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Bd. Marburg 1891.

„ „ Organographie der Pflanzen. Jena 1898.

„ „ Archegoniatenstudien XII. Über die Brutknospenbildung und die systematische Stellung von Riella. Flora 98. Bd. 1908. pag. 308—323.

Golenkin M., Die Mycorrhiza ähnlichen Bildungen der Marchantiaceen, Flora 90. Bd. Jahrg. 1902. pag. 209—220.

Gottsche C. M., Lindenberg J. B. G. et Nees ab Esenbeck C. G., Synopsis Hepaticarum. Hamburg 1844—1847.

Johnson D. S., The development and relationship of *Monoclea*. Botanical Gazette. Vol. 38. 1904. pag. 185—205.

Kamerling Z., Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen, Flora. 84 Bd. 1897. pag. 1—68.

Leitgeb H., Ueber die Marchantiaceengattung *Dumortiera*. Flora 63. Jahrg. 1880. pag. 307—312.

Leitgeb H., Untersuchungen über die Lebermoose. Graz 1874—82. VI. Die Marchantiaceen. Graz 1881.

Leitgeb H., Die Atemöffnungen der Marchantiaceen. Sitzgsber. der math. nat. Klasse d. Akademie d. Wiss. Wien. Bd. 81. I Abteilg. 1880. pag. 40—54.

Leitgeb H., Die Infloreszenzen der Marchantiaceen. Sitzgsber. d. math. naturwiss. Klasse d. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 81. I Abt. 1880. pag. 123—143.

Leitgeb H., Die Infloreszenzen der Marchantiaceen. Sitzungsberichte der math. nat. Klasse der Akademie der Wiss. Wien 1880. pag. 123—143.

Lindberg S. O, Hepaticae in Hibernia mense Julii 1873 lectae. Helsingfors. Acta Societatis Scientiarum Fennicae. Tomus X. 1875. pag. 468/469.

Nees ab Esenbeck C. G., Naturgeschichte der europäischen Lebermoose. IV. Bd. Breslau 1838.

Pfeffer W., Die Oelkörper der Lebermoose. Flora 1874. pag. 2—6, 17—27, 33—43.
Reinwardt C. G., Blume C. L. et Nees ab Esenbeck C. G., Hepaticae javanicae. Nova Acta XII. pars I. pag. 181—238 et Suppl. pag. 409—417. 1824.
Ruge G., Beiträge zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Lebermoose. Flora 77. Bd. Jahrg. 1893, pag. 277—312.
Schiffner V., Hepaticae in Natürl. Pflanzenfam. I. Teil 3. Abt. pag. 29.
„ „ *Wiesnerella*, eine Gattung der Marchantiaceen. Oesterr. Botan. Zeitschrift 46. Jahrg. Wien 1896. Seite 82—88.
Schiffner V., Expositio plantarum in itinere indico annis 1893/4 suscepto collectarum. Denkschriften der königl. Akademie der Wissensch. 67. Bd. Wien 1899.
Schiffner V., Conspectus Hepaticarum Archipelagi Indici. Batavia 1898.
„ „ Die Hepaticae der Flora von Buitenzorg. Leiden 1900 pag. 25.
„ „ Untersuchungen über die Marchantiaceen-Gattung Bucegia. Beihefte z. Botan. Zentralblatt. Bd. XXIII. II. Abteilg. 1908. pag. 273—290.
Stephani F., Species Hepaticarum. Bulletin de l'Herbier Boissier. T. VII. 1899. pag. 222—225.
Taylor Th., De Marchantieis. Transactions of the Linnean Society of London. Vol. XVII. 1834. pag. 375—395.
Zollinger H., Systematisches Verzeichnis der im indischen Archipel in den Jahren 1842—1848 gesammelten Pflanzen. I. Heft Zürich 1854. (Hepaticae 18 - 22).

QUELQUES MOTS SUR *ASEROË RUBRA* LA BILL. VAR. *JUNGHUHNII* SCHLECHT.

PAR

Ch. BERNARD.

(Avec 2 planches.)

J'ai eu la chance dernièrement de rencontrer cette Phalloïdée très jolie et assez mal connue, et de pouvoir en étudier plusieurs échantillons. C'est lors de ma visite à la plantation de thé de Taloen, près de Bandoeng, en Novembre dernier, que je vis un unique exemplaire de ce champignon, mais Monsieur le Dr. Bosscha, Administrateur de cette plantation, a bien voulu être assez aimable pour en récolter à mon intention quelques individus d'après lesquels j'ai pu faire les dessins ci-joints. Il avait en même temps accompagné ces magnifiques exemplaires, fort bien conservés dans l'alcool, des indications les plus utiles concernant les points difficiles à étudier autrement que sur du matériel frais. Je suis heureux d'exprimer ici à M. Bosscha ma reconnaissance pour la peine qu'il s'est donnée afin de me procurer du matériel d'étude.

Ce type d'*Aseroë* est fort discuté au point de vue de la systématique, et les auteurs sont loin d'être d'accord sur la question de savoir s'il faut lui accorder l'autonomie spécifique, ou s'il est préférable de le considérer comme une variété d'*A. rubra*. Nous avons suivi cette dernière manière de voir, et nous discuterons en détail ci-dessous les raisons qui nous y ont poussé.

En outre, le type est mal connu également dans ses détails morphologiques, et je veux citer à ce propos l'opinion de M. Lloyd [1]), le spécialiste des Phalloïdées, qui m'écrivait à ce sujet: „It would be of great interest if you would refind the rare *Aseroë Junghuhnii* and photograph it. I have suspicion that Schlechtendal's figure is not accurate".

Il y avait donc une lacune à combler; je n'ai malheureusement pas pu photographier ce type, mais je crois que mes observations et mes dessins donneront au moins une partie des indications nécessaires à la connaissance de cette forme. Je ne saurais, cela va sans dire, apporter des arguments définitifs à la discussion systématique, puisque je manque de terme de comparaison, n'ayant vu ni l'original de Schlechtendal [2]), ni aucun des types récoltés dans d'autres localités, comme par exemple *A. rubra* fa. *typica* d'Australie, fa. *pentactina* de Nouvelle-Zélande et fa. *zeylanica* de Ceylan, etc.; cependant, j'espère que les points que j'ai pu élucider aideront les spécialistes à résoudre le problème.

Il m'a paru en tout cas préférable d'adopter ici l'opinion d'E. Fischer [3]) dont l'autorité fait loi en matière de Phalloïdées, et dont les oeuvres m'ont servi de guide dans mes recherches; cet auteur considère l'epèce *Aseroë rubra* comme extrêmement polymorphe, et il y fait rentrer, à titre de variétés, toute une série de types, qui, pris isolément, semblent distincts et dignes d'être élevés au rang d'espèces, mais qui, comparés les uns aux autres, constituent tant de formes de passage, qu'il est impossible de trouver dans la série une solution de continuité permettant de séparer des espèces. Tout au plus est-il possible d'établir quelques variétés assez bien définies; nous verrons plus loin que la forme qui nous occupe ici vient encore diminuer la valeur des varietés nettement délimitées, et qu'il importe de ne séparer les types qu'avec la plus grande prudence; en effet,

1) Lloyd. — In litteris. — Décembre 1906.

2) Schlechtendal. — De *Aseroës* Genere Dissertatio. — 1847.

3) E. Fischer. — Untersuchungen zur vergl. Entwicklungsgesch. u. Syst. der Phalloideen. — Denkschr. der Schw. naturf. Ges., Bd. 32, I, 1890. — p. 74.

le nombre des exemplaires connus et qui paraissent se rapprocher de l'une ou l'autre des variétés admises est encore bien petit, et il est fort probable que pendant bien longtemps, chaque fois qu'on découvrira un exemplaire de ces champignons éminemment variables, ce nouvel individu constituera un anneau de cette longue chaîne de types voisins, atténuant les différences et supprimant telle ou telle variété.

Il y a quelques mois j'ai eu l'occasion [1]) d'ajouter un nouveau type à la liste déjà longue des Phalloïdées javanaises publiée par M. Penzig [2]). Je donnais en même temps la liste des espèces que j'avais récoltées jusqu'alors aux environs de Buitenzorg et qui comprenait un bon nombre des types observés par M. Penzig; je regrettais à ce propos de n'avoir pu rencontrer *Aseroë Junghuhnii* signalé par cet auteur, mais qu'il n'avait pas trouvé lui-même et qu'il décrivait sur la foi d'observateurs antérieurs. Depuis ce temps j'ai continué à étudier quelques types; j'ai pu faire notamment à plusieurs reprises des photographies sur place de différentes espèces, qui n'avaient guère été étudiées jusqu'ici que sur du matériel dans l'alcool ou sur des individus qui s'étaient développés *in vitro* dans le laboratoire; M. Lloyd a bien voulu publier de temps en temps, dans les „Mycological Notes", mes observations et mes photographies [3]). Je lui signalais entre autres à propos de *Aseroë Junghuhnii*, outre l'insuccès de mes propres recherches, que je croyais me souvenir qu'un botaniste, de passage à Buitenzorg, avait trouvé dans la forêt du Gedeh, près de Tjibodas, une Phalloidée qui, d'après la description sommaire qu'il m'en avait donnée, me paraissait être l'espèce qui nous occupe ici. C'est tout ce que je pouvais alors communiquer à propos de cette curieuse forme à M. Lloyd qui me demandait des indications sur les Phalloïdées de Java. Mais au cours de ma visite à Taloen, et de mes conversations

1) Bernard. — Une intéressante Phalloïdée de Java, *Clathrella Treubii*. — Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, XX. 1906.

2) Penzig. — Ueber javanische Phalloïdeen. — Ann. Jard. Bot. Buit. XVI. 1899.

3) Mycological Notes. — N°. 26, May 1907, p. 334. — Letter N°. 19, 1 January 1908. — N°. 30, February 1908, p. 381 et suiv.

avec M. le Dr. Bosscha, je me convainquis que cette espèce devait exister dans cette plantation, et j'eus en effet la chance, comme je le dis plus haut, d'en rencontrer un magnifique exemplaire. Cette station (Taloen) n'est du reste pas éloignée de celle où pour la première fois, l'espèce en question fut trouvée par Junghuhn. Schlechtendal, en effet, qui en donne la description, dit que Junghuhn a rencontré ce type au Pengalengan, à Java. Peut-être s'agit-il même de localités indentiques: Taloen est situé à l'extrémité Sud du grand plateau de Pengalengan, qui est à une hauteur de 4 à 5000 pieds et s'étend au Sud de Bandoeng, derrière les volcans Wajang et Windoeh; il y a peu d'années encore, ce plateau était occupé par la forêt vierge; il est maintenant presque entièrement couvert de plantations de thé; heureusement le défrichement n'a pas fait disparaître le type d'*Aseroë* qui nous intéresse, et qui croît ici et là, entre les plantes de thé.

Le volcan Gedeh et le plateau de Pengalengan sont donc, jusqu'ici, les deux seules stations connues où se développe la forme qui nous occupe, et les auteurs qui ont eu l'occasion de l'observer ne sont pas encore bien nombreux; ce sont Junghuhn [1]) et Zollinger [2]); les autres, Schlechtendal [3]), Fischer [4]), Penzig [5]), n'ont eu à leur disposition que les notes publiées par ces auteurs ou le matériel récolté par eux, et plus ou moins bien conservé.

Avant de passer à la discussion systématique, je pense qu'il ne sera pas inutile de donner une brève description des divers individus que j'ai observés et dont je donne des figures ci-après.

La volve, qui est très épaisse, est assez dure et de consistance élastique extérieurement, et gélatineuse à l'intérieur au moment

1) Junghuhn (d'après Schlechtendal, loc. cit.).

2) Zollinger. — System. Verzeichniss der im Ind. Arch. in den Jahren 1842—1848 gesammelten Pflanzen. — Zurich, 1854.

3) Schlechtendal. — loc. cit., 1847.
Idem. — Linnaea XXXI, 1861—1862, p. 189.

4) E. Fischer. — Divers.

5) Penzig. — Loc. cit.

de la déhiscence, disposition qui facilite grandement la mise au jour du champignon. L'„oeuf" est de couleur blanchâtre, quelquefois un peu rosée, et souvent plus ou moins nettement, mais irrégulièrement, marqué de plis longitudinaux (fig. 1*b*); la déhiscence se fait par une déchirure transversale qui détache au sommet comme une sorte de couvercle; celui-ci se soulève pour laisser sortir et s'épanouir au dehors le pied et les bras du champignon; le couvercle reste attaché au sommet de la volve et s'applique contre le pied; après l'épanouissement du champignon, la volve est comme vidée, et montre, ainsi que le couvercle, de fortes rides. J'ai représenté, le couvercle dans mes figures 1*a* et *b*, 5.

Des filaments mycéliens blancs ou jaunâtres forment comme un abondant système radiculaire à la base de la volve (fig. 1*a*). Ces filaments peuvent être parfois très épais, puis ils se ramifient, deviennent de plus en plus minces pour s'enfoncer dans le sol où ils retiennent parfois assez fortement le champignon.

Le pied qui s'élève de la volve a des dimensions fort variables (3 à 7 cm. de haut et 2 à $3^1/_2$ de diamètre). Il se rétrécit dans sa partie inférieure, qui reste enfoncée dans la volve; les parois du pied, qui sont plus ou moins ridées et sont assez épaisses, environnent une cavité cylindrique centrale. Les parois sont de nature spéciale et bien typique: elles sont formées de chambres de grandeurs variables, disposées généralement en deux couches; les externes, qui sont plus petites, sont totalement closes; les internes, d'ordinaire plus grandes, s'ouvrent (du moins plusieurs d'entre elles) vers la cavité médiane par un orifice circulaire. J'ai pu constater ce caractère encore plus frappant chez *Aseroë arachnoidea*, où toutes les chambres internes s'ouvrent de cette manière vers la cavité médiane, par un orifice quelquefois relativement considérable; cela accentue l'apparence spongieuse des parois de ce pied. Sa partie cylindrique est de couleur rose, assez vive; dans sa partie supérieure il s'épanouit en un nombre variable de bras (16 à 26), qui, d'abord enroulés dans l'„oeuf" à l'intérieur de la cavité médiane du pied, exactement comme chez *Aseroë arachnoidea*, se déroulent ensuite lentement, se

redressent peu à peu (fig. 1) et enfin s'étalent horizontalement, restant parfois un peu ondulés (fig. 6), et fréquemment enroulés à leur extrémité (fig. 2); celle-ci est fine; rarement elle est aiguë, le plus souvent elle se termine par une partie subulée ou obtuse. Les bras sont d'une belle couleur rose vif, plus foncée vers leur point d'attache.

Toutes les couleurs indiquées ne sont du reste pas toujours absolument constantes; elles peuvent varier dans une certaine mesure d'un individu à l'autre.

Les bras ont jusqu'à 6 cm. de long, et jusqu'à 1 cm. de large à leur base. Leur section est de forme elliptique plus ou moins aplatie (fig. 3, *b*—*g*). Il faut remarquer dès maintenant qu'ils ne sont nullement rapprochés par paires, ou du moins que si ce caractère se manifeste, il reste si vague, qu'il ne saurait entrer en ligne de compte pour caractériser un type spécial; nous reprendrons ce point ci-dessous car il a son importance pour la discussion des variétés; il en est de même du détail suivant: quelquefois les bras partent directement du bord supérieur du pied (fig. 6), quelquefois celui-ci s'étale d'abord en un disque plus ou moins accentué (fig. 2, 5), plus ou moins horizontal, et lobé sur ses bords, d'où se détachent les bras. Les sinus qui séparent les bras à leur base sont aigus ou obtus, mais non largement arrondis. Les bras ont la même structure spongieuse que les parois du pied: jusque très avant vers l'extrémité de ces rayons, on peut voir sur une coupe leur cavité formée de plusieurs chambres, séparées par des cloisons (Fig. 3).

Le sommet du pied, dont la partie supérieure est rouge vif, porte seul la masse des spores. Le disque, quand il existe, en est dépourvu (fig. 2). Cette glèbe forme comme un enduit brun foncé et visqueux (fig. 2, 6), et, à l'épanouissement, elle répand une odeur nauséabonde assez forte.

Aucun auteur n'a jusqu'ici donné la description des spores elles-mêmes; vues au microscope, elles apparaissent elliptiques, leurs dimensions atteignent en général $4^1/_2$—$5^1/_2$ μ de long sur $1^1/_2$—$1^3/_4$ de large; elles ont une paroi réfringente et un contenu hyalin à structure granuleuse et vaguement vacuolisée; elles

sont incolores quand on les voit isolées, d'un jaune verdâtre quand on les voit accumulées en une masse plus ou moins considérable (fig. 4).

J'ajoute ici les remarques faites par M. Bosscha au sujet du premier exemplaire qu'il a récolté pour moi: „.... J'ai enfin „trouvé un bel evemplaire d'*Aseroë*: hauteur 7 cm., diamètre „de la couronne environ 9 à 10 cm.; couleur de la couronne, „saumon; couleur de l'extérieur du pied, saumon presque blanc; „couleur du sommet du pied, rouge sang; cette partie est cou- „verte en partie par le mucilage contenant les spores, et qui „a une couleur brun-chocolat. Il répand une odeur peu agréable „et assez intense".

Nous discuterons d'abord la bibliographie et en même temps nous exposerons les points que nous avons pu étudier sur nos exemplaires et qu'il s'agit de mettre en lumière, parce qu'ils peuvent apporter quelque argument dans la discussion des types.

Nous n'avons pas à discuter ici la valeur du genre *Aseroë* qui est fort typique; dans quelques-unes de ses formes seulement il établit des passages aux genres voisins; et comme ce n'est pas le cas pour le type qui nous occupe, nous en tiendrons à la discussion de l'espèce.

Penzig [1]) dans ses études sur les Phalloïdées javanaises s'exprime comme suit: „*Aseroë Junghuhnii* Schlechtendal. — „Diese, „im Jahre 1846 zuerst von Junghuhn auf dem Pengalengan, „später von Zollinger am Gedeh gesammelte, stattliche Form „ist neuerdings von E. Fischer als eine Form der in den Tropen „weit verbreiteten *As. rubra* Labill. dargestellt worden. *As. rubra* „variirt in der That ausserordentlich, ist aber durch die breite „Scheibe, die zahlreichen, meist gabelig getheilten Arme, durch „die gekammerte Structur dieser und durch die rothe Farbe „gut gekennzeichnet. Ich habe dieselbe in Java leider nie selber „gefunden; sie scheint daselbst nicht eben häufig zu sein. Nach „dem Zollinger'schen Funde ist mir nicht bekannt, dass sie

1) Penzig. — Ueber javanische Phalloideen. — Ann. Jard. Bot. Buit. XVI, 1899, p. 164.

„noch an anderen Standorten in Java gesammelt worden sei; „denn die neuerdings von Patouillard als *As. rubra* var. nov. „*bogoriensis* beschriebene Form gehört, wie ich weiter unten „zeige, zu *As. arachnoidea* E. Fischer.

„Ausführliche Beschreibungen und zahlreiche Abbildungen von „*A. rubra*, die schon von anderen Autoren gegeben sind, machen „eine weitere Besprechung der Species hier unnöthig". Et l'auteur donne comme synonymes: *A. multiradiata* Zoll., *A. rubra* Kalchr., *A. rubra* Labill. var. *Muelleriana* E. Fisch., *A. rubra* Lab. var. *Junghuhnii* Ed. Fisch.

Comme on le voit, Penzig, tout en citant l'opinion de Fischer, conserve cependant comme nom d'espèce *A. Junghuhnii*. Il ne semble pourtant pas considérer la question comme définitivement résolue, et puisqu'il ajoute que de nombreuses descriptions et figures d'*A. rubra* existent déjà dans la littérature et le dispensent d'insister, ceci laisse entrevoir qu'il ne veut pas prendre parti dans la question, sans doute parce qu'il n'a pas trouvé lui-même d'échantillons du type de Java. Cependant, je ne saurais être d'accord avec lui quand il dit que l'existence de nombreux dessins d'*Aseroë rubra* rendent inutile de s'arrêter longuement à la forme de Java. Bien au contraire, s'il existe en effet plusieurs figures des diverses variétés d'*A. rubra* récoltées en Australie, Nouvelle-Zélande, Ceylan, le Sud de l'Amérique, etc., au contraire les descriptions du type de Java, qui nous intéresse ici, ont été fort rarement illustrées de figures convenables, et même le dessin original de Schlechtendal, comme me le faisait remarquer M. Lloyd, est considéré par les spécialistes comme tout à fait insuffisant, et peu explicite. Il était donc urgent de pouvoir introduire dans la littérature quelques détails supplémentaires concernant ce beau champignon.

Quant à E. Fischer, nous devons indiquer en détail les données que nous trouvons dans ses différentes publications. Nous voyons qu'en 1886 [1]) il admet 6 espèces du genre *Aseroë*, et entre autres *A. Junghuhnii*, lequel, dit-il, n'est pas séparé par

1) E. Fischer. — Versuch einer system. Uebersicht über die bisher bekannten Phalloideen. — Jahrb. des Bot. Gart. zu Berlin, IV, 1886, p. 84.

des limites bien tranchées des espèces voisines *A. rubra* et *A. zeylanica*, avec lesquelles il est réuni par une belle série de formes de passage. Voici ce que cet auteur dit dans ce travail de ces types proches parents (nous soulignons les points que nous mettrons en parallèle avec les observations faites sur nos échantillons et qui établissent des divergences entre eux et les autres types):

„.... Die verschiedenen Arten von *Aseroë* lassen sich in 3 „Typen eintheilen: 1) *A. Lysuroides* E. Fisch. 2) *A. viridis* Berk. „et Hook. fil. und 3) der Typus der *A. rubra* La Bill. (*A. rubra* „La Bill., *A. zeylanica* Berk., *A. Junghuhnii* Schlecht.) ...

„*A. Junghuhnii* Schlechtendahl. — Aus der weissen Volva „erhebt sich ein relatiev *kurzer* Stiel, circa *3 cm.* hoch, von „circa *3 cm.* Durchmesser, welcher sich nach oben zu einer „horizontalen Scheibe von circa *10 cm.* Durchmesser erweitert, „in deren eingesenkter Mitte der Stielhohlraum mit buchtiger, „etwa *12 mm.* Durchmesser zeigender Oeffnung mündet. An der „Peripherie geht die Scheibe *in 18* etwa *8 cm.* lange Zipfel aus, „*die zu zweien* genähert sind, so dass *9 Zipfelpaare* entstehen. „Stiel und Aussen- (Unter-) Seite der Scheibe, sowie die Zipfel „fleischfarben, Oberseite der Scheibe schwach feuerfarben, um „die Stielöffnung herum karminroth und von gekräuselter Be- „schaffenheit, überzogen von dunkelbrauner Sporenmasse. — „Waldige Fläche am Berge Pengalengan auf Java, bei 4300' „Höhe, 1846 von Junghuhn beobachtet.

„Mit dieser Species dürfte zu vereinigen sein die Zollinger' „sche *Aseroë multiradiata*, (.... receptaculo 10-fido, lobis bipar- „titis s. subinaequaliter 20-fido, sinubus repandis, lobis subulatis „teretiusculis acutis ...; Fundort: Java, Gedeh, 4500'). Aller- „dings heisst es, diese Art verbreite nach dem Regen einen „unerträglichen Leichengeruch, während Junghuhn von *A. Jung- „huhnii* sagt, der Geruch sei schwach, aber eher angenehem „als widrig. Doch ist hierauf kein grosses Gewicht zu legen". (C'est aussi mon avis, et nous discutons ci-dessous la valeur de ce caractère).

„*A. zeylanica* Berkeley, unterscheidet sich von *A. Junghuhnii*

„nur durch den ein wenig längeren, weniger dicken Stiel, die „purperfarbene Volva, die weniger grosse Scheibe und die nicht „so deutlich paarigen 20 Zipfel. — Es fragt sich ob die ange- „gebenen Unterschiede hinreichen, um diese Art von *A. Junghuhnii* „zu trennen".

A. rubra La Bill. — Les variétés *typica*, *pentactina*, *actinoloba* avec leur disque plus ou moins net, leurs bras bifides, ont des caractères bien distinctifs et ne sauraient prêter à confusion; seule la variété *Muelleriana*, avec son disque plus developpé, ses rayons séparés jusqu'à la base, se rapproche le plus, dit l'auteur, de *Aseroë Junghuhnii*; il ajoute que, jusqu'à plus ample information, il laisse réunies toutes ces formes comme variétés à *A. rubra* qui se distinguerait donc des deux espèces précédentes par le nombre moindre des rayons (5—8) qui sont toujours bifides, puis par le disque moins développé; chez *A. Junghuhnii* et *A. zeylanica*, le disque serait bien développé et les rayons, au nombre de 18—20, seraient simples, mais, il est vrai, tellement rapprochés deux par deux chez *A. Junghuhnii* qu'on peut parler de 9 rayons très profondément divisés.

Comme nous le disions ci-dessus, quand on étudie des espèces qui ne sont connues que par un petit nombre d'individus, il est à prévoir que toute découverte de nouveaux exemplaires viendra établir entre les variétés déjà admises des formes de passage qui conduiront l'observateur à éliminer nombre de types considérés jusqu'alors comme distincts; c'est ce qui s'est passé à propos d'*Aseroë*, et nous voyons en effet que Fischer, en 1886 [1]) et 1890 [2]) considère toutes les formes décrites ci-dessus comme des variétés de *A. rubra* et qu'il a même définitivement rangé *A. Junghuhnii*, *A. multiradiata*, et *A. rubra* var. *Mülleriana* parmi les synonymes de *A. rubra* var. *Junghuhnii*: „Wir haben „zu thun mit einer Anzahl von Formen die ein Uebergangsreihe „bilden: die beiden Extreme *A. rubra typica* und *A. rubra*

1) E. Fischer — *Phalloideae*. — In Saccardo's Sylloge Fungorum, Vol. VII, Pars I, 1888, p. 25.

2) E. Fischer. — Untersuchungen zur vergl. Entwicklungsgesch. u. Syst. d. Phalloideen. — Denkschr. d. Schweizer. Naturf. Ges., Vol. 32, I, 1890, p. 72.

„*zeylanica*, sind zwar ausserordentlich verschieden, allein die „zwischenliegenden Formen verbinden sie so gut, dass es unmög„lich wäre, eine Speciestrennung vorzunehmen". Citons encore les indications consignées dans le Sylloge Fungorum:

„*Aseroë zeylanica* Berk. — Mycelio et volva *purpureis*, recep„taculi stipite *brevi*, rubescenti, laciniis 20 cinnabarinis, paria „non distincte efformantibus, *sinubus rotundatis* separatis; pulpa „sporifera stipitis orificium circumdante, phoeniceo-purpurea.

„*Aseroë Junghuhnii* Schlecht. — Volva alba, receptaculi stipite „*brevi* c. *3 cm.* alto, *3 cm.* crasso, carneo, ore constricto *12 mm.* „diam. metiente, superne in limbum horizontalem dilatato; limbo „facie inferiore carneo, superiore colore pallide igneo, circum „stipitis orificium kermesino, margine diviso in 16—18 lobos, „per paria approximatos (ita ut 8—9 paria loborum efformentur), „*sinubus rotundis* separatos, horizontaliter expansos, *8 cm.* longos, „carneos; pulpa sporifera obscure fusca. — *Hab.* in ins. Java, „in planitie silvatica montis Pengalengan, in Mte Gedé ad terram „(*A. multiradiata*) — An ab *A. zeylanica* diversa? Ab ea „limbo majore et laciniis (18) distinctius paria efformantibus „differt. Sine dubio eidem speciei attribuenda: *A. multiradiata* „Zollinger, limbo 20-fido, facie superiore miniato".

Aucune des publications citées n'indique les dimensions des spores ni leur forme.

Dans ses publications ultérieures [1], [2]) l'auteur s'en tient à son opinion de 1888 et 1890, et notamment dans les Phalloïdées d'Engler und Prantl [3]), où il donne (d'après Schlechtendal) une figure d'*Aseroë rubra Junghuhnii*.

Je veux citer encore d'après Fischer (Untersuchungen 1890, p. 51) le genre *Calathiscus*: „Aeste einfach, zu 16—20 am Rande „einer schüsselartigen Ausweitung des oberen Stielendes *C. sepia* „Mont.)". A propos de ce genre, l'auteur dit en 1893, (p. 43):

1) E. Fischer. — Neue Untersuchungen zur vergl. Entw. u. Syst. d. Phalloideen. — Denkschr. d. Schw. Naturf. Ges., Band 33, I, 1893, p. 29.

2) E. Fischer. — Unters. zur vergl. Entw. u. Syst. der Phalloideen, III. Serie. — Denkschr. d. Schw. Naturf. Ges. — Bd. 36, II, 1900, p. 42.

3) E. Fischer. — *Phallineae.* — In Engler und Prantl's Pflanzenfamilien I, 1**, 1900, p. 287.

„Die beiden Arten sind ungenügend bekannt, und man kann „sich fragen, ob es sich nicht vielleicht um jugendliche, noch „nicht ganz ausgebreitete *Aseroë*-Arten mit breitem Saume „handelt... Die Gattung *Calathiscus* ist daher vielleicht fallen „zu lassen, wie das schon Schlechtendal gethan hat". En 1890, (p. 76) il avait déjà dit: „Diese Form schliesst sich unmittelbar „an *Aseroë rubra zeylanica* an: denkt man sich dort den Saum „noch breiter und zugleich becherartig vertieft, so erhält man „*Calathiscus sepia*".

Les points suivants distinguent donc nos échantillons: les dimensions relatives de toutes les parties, aussi bien la longueur et le diamètre du pied que la longueur des rayons, puis le nombre des bras qui n'a rien de déterminé, puis leur disposition (séparés les un des autres sur le pourtour du sommet du pied ou au bord d'un disque plus ou moins développé), enfin les sinus non arrondis entre les bras. Est-ce à dire que sur ces détails il faudrait faire de ces échantillons une nouvelle variété? Certainement non; la similitude de localité avec le type original de Junghuhn nous permet de croire à une identité absolue; ensuite le petit nombre des exemplaires examinés jusqu'ici a pu faire admettre une fixité de divers caractères et en particulier du nombre des bras que des découvertes ultérieures montrèrent au contraire variable. Enfin, si nous nous reportons à la description de notre type et si nous la comparons à celle des espèces et variétés critiques, nous voyons que les dimensions du pied rapprochent nos échantillons plutôt de *A. rubra* var. *zeylanica* que de la var. *Junghuhnii*: chez cette dernière le pied étant court et large; de même les bras étant séparés les uns des autres et le disque dans certains échantillons étant très peu développé, cela parle encore en faveur d'une identité avec *A. zeylanica*. Cependant, il faut remarquer que le disque peut être très remarquablement développé (caractère de *Junghuhnii*) puis, que si les bras sont le plus souvent très nettement séparés les uns des autres jusqu'à leur base, il existe cependant des cas, assez rares, où l'on pourrait croire à de vagues indications de rapprochement par paires, et

nous voyons là des points qui décèlent entre les deux variétés des formes de passage rendant problématique la nécessité de les séparer. En outre, nous voyons que déjà on a réuni à la forme *Junghuhnii* le type *multiradiata* de Zollinger, dont le disque, disait cet auteur, pouvait être „subinaequaliter 20-fido".

En résumé, en nous basant sur les points exposés ci-dessus, et notamment sur le fait que le disque peut être totalement absent ou assez fortement développé, nous concluons que nos échantillons doivent bien appartenir à *A. rubra* auquel ils doivent être rattachés comme variété; il existe en effet chez cette espèce tous les passages des types à disque aux types sans disque, et ce détail ne peut être mis en avant pour séparer des variétés.

Nous avons conservé à nos échantillons le nom de var. *Junghuhnii*, car nous n'avions pas de matériel de comparaison et notamment pas d'individus originaires de Ceylan qui nous auraient permis d'affirmer que cette variété et la var. *zeylanica* doivent être réunies sous un même nom. Je suis convaincu cependant que, dans la suite, ce groupement devra être effectué, malgré les quelques divergences entre les deux types, comme par exemple la couleur de la volve, divergences plus individuelles, que fondamentales. Nous avons vu plus haut du reste que Fischer a émis des doutes sur la question de savoir si *A. Junghuhnii* est effectivement différent de *A. zeylanica*, et nous devons constater en outre que le dessin donné par Berkeley [1]) rappelle par bien des points nos échantillons.

Quant à l'odeur, que l'on a indiquée comme un caractère propre à séparer les variétés, et notamment (d'après Zollinger) *A. multiradiata* de *A. Junghuhnii*, nous sommes de l'avis de Fischer que ce point n'a pas grande importance, car l'appréciation de l'odeur n'est qu'une observation trop arbitraire, et basée sur un sentiment trop individuel pour entrer en ligne de compte. Notre type, j'ai pu le constater et M. Bosscha a confirmé cette observation, sent incontestablement mauvais; mais cela ne veut pas dire que par là il se distingue de celui

1) Berkeley. — Notice of three new Fungi collected by Mr. Gardner in Ceylon. — London Journal of Botany, V, 1846, p. 535, Tab. XVIII.

de Junghuhn; on sait combien varie l'odeur des Phalloïdées selon l'âge de l'individu et selon le moment où on la sent. J'ai pu en outre faire la remarque suivante: souvent j'ai eu dans mon laboratoire des *Dictyophora phalloidea* ou *irpicina* à tous les stades de l'épanouissement; je dois dire qu'à mon avis l'odeur n'en était pas le moins du monde désagréable; je me suis amusé à les soumettre à un grand nombre de personnes et les unes en trouvaient l'odeur repoussante, les autres très supportable, quelqu'un même l'a trouvée délicieuse; c'est aller un peu loin, peut-être, mais cela démontre du moins que ce caractère ne peut servir a définir une forme.

Je veux ajouter encore un mot à propos de *Calathiscus sepia*; il me semble, comme à Fischer, que ce genre pourrait bien n'être qu'une forme de développement d'un *Aseroë*, et j'ai dessiné un échantillon jeune de *A. rubra* var. *Junghuhnii* qui appuie en quelque mesure cette manière de voir (fig. 1).

Sur le Plateau de Pengalengan, dans cette même plantation de Taloen, j'ai rencontré encore en abondance sur de vieux troncs en voie de décomposition *Ithyphallus tenuis* E. Fischer, que je n'avais pas encore vu jusqu'alors; comme il ne diffère nullement du type dont Fischer a donné la description [1]) détaillée, je ne m'y arrête pas autrement; je voulais seulement indiquer cette station. Les échantillons etudiés par Fischer avaient été récoltés par Solms-Laubach sur le volcan Tangkoban Prauw, près de Bandoeng, sur des troncs pourris; Penzig, qui signale cette espèce, dit à son propos [2]): „Die Species ist auf Java „gewiss nicht selten und scheint auch in der ganzen indo-„malesischen Region verbreitet".

1) E. Fischer. — Zur Entwicklungsgeschichte der Fruchtkörper einiger Phalloideen. — Annales du Jard. Bot. de Buitenzorg VI, 1887, p. 4.

2) Penzig. — Ueber javanische Phalloideen. — Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg XVI, 1899, p. 144.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE XXV.

Aseroë rubra La Bill. var. *Junghuhnii* Schlecht.

Fig. 1. Individu non encore complètement épanoui, 16 bras. La volve s'est ouverte par une ligne de déhiscence transversale qui a séparé une sorte de calotte apicale se relevant comme un couvercle et restant appliqué contre le pied. — *a* et *b* sont le même individu vu de deux côtés différents. — Grandeur naturelle.

Fig. 2. Un individu vu de dessus; glèbe, 17 bras dont quelques-uns sont restés très courts, comme avortés, et dont plusieurs sont vaguement rapprochés par paires. Disque moyennement développé. — Grandeur naturelle.

Fig. 3. *a*, Coupe longitudinale d'un bras. — Grandeur naturelle; *b* — *g*, Coupes transversales d'un bras, de plus en plus rapprochées de l'extrémité. Grossi deux fois.

Fig. 4. Spores. — Grossies environ 1400 fois.

PLANCHE XXVI.

Fig. 5. Grand individu vu de côté et de dessous. Disque très fortement développé, 26 rayons, dont plusieurs sont peu développés. Couvercle de la volve. — $\frac{1}{5}$ de grandeur naturelle.

Fig. 6. Grand individu vu de dessus; 18 bras; glèbe. Disque à peine développé, même à peu près nul par endroits. — $\frac{1}{5}$ de grandeur naturelle.



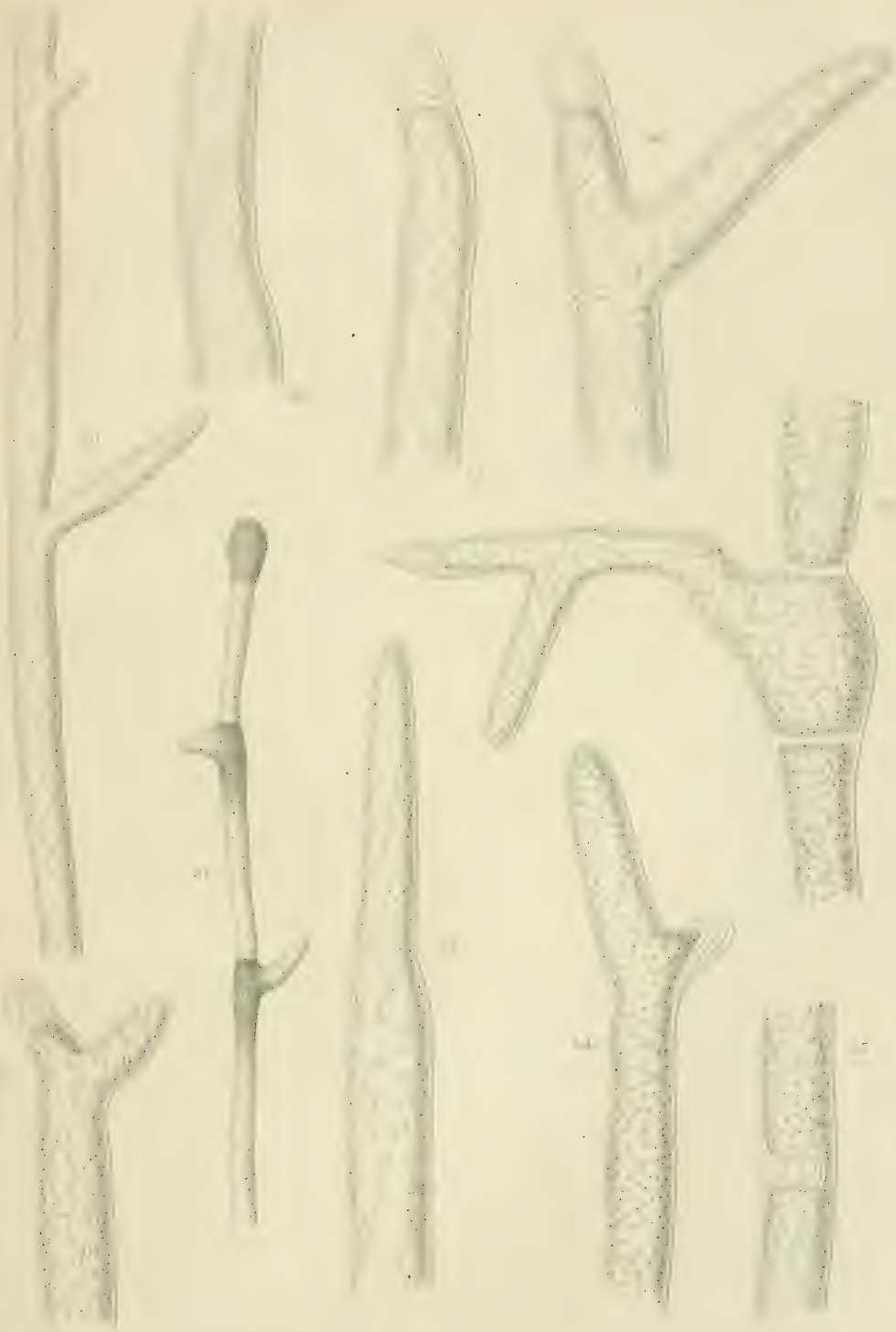
Fa P. W. M. Trap impr.



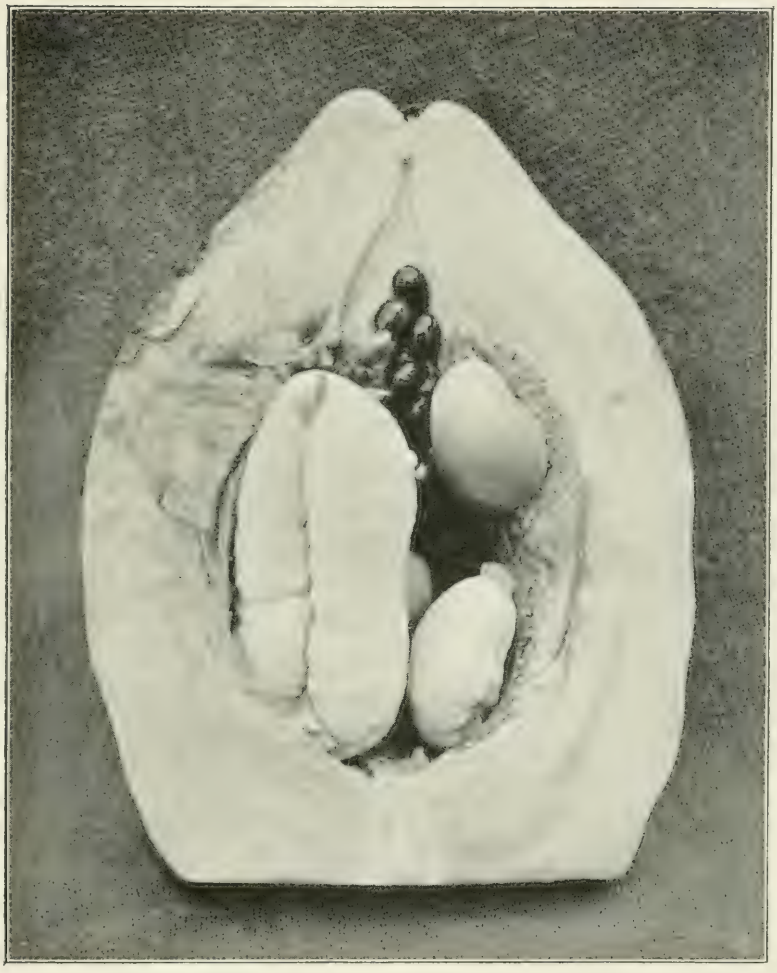
Fa P. W. M. Trap impr.



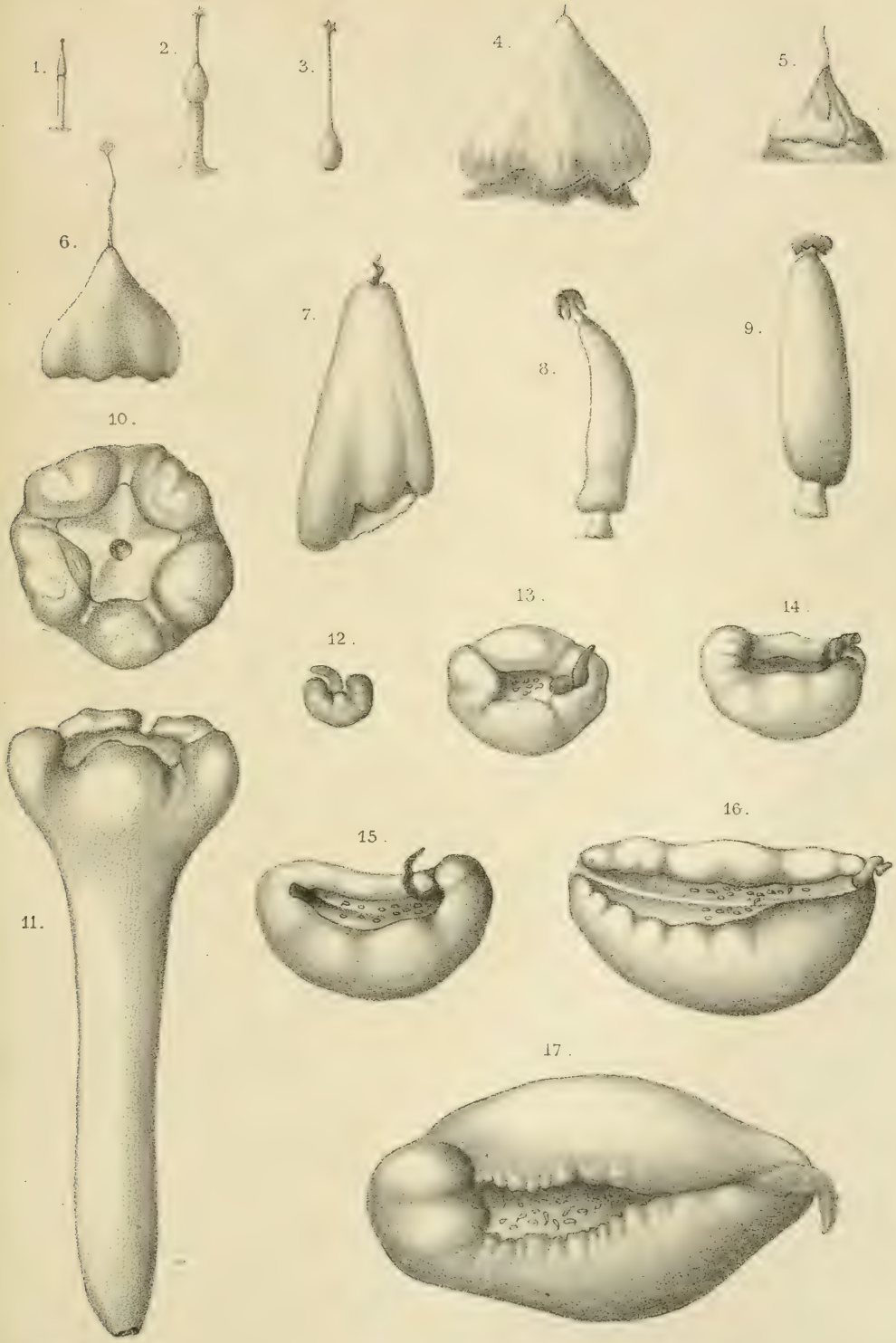
Fa P. W. M. Trap impr.



Fa P. W. M. Trap impr.



HUYSMANS Phot.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.



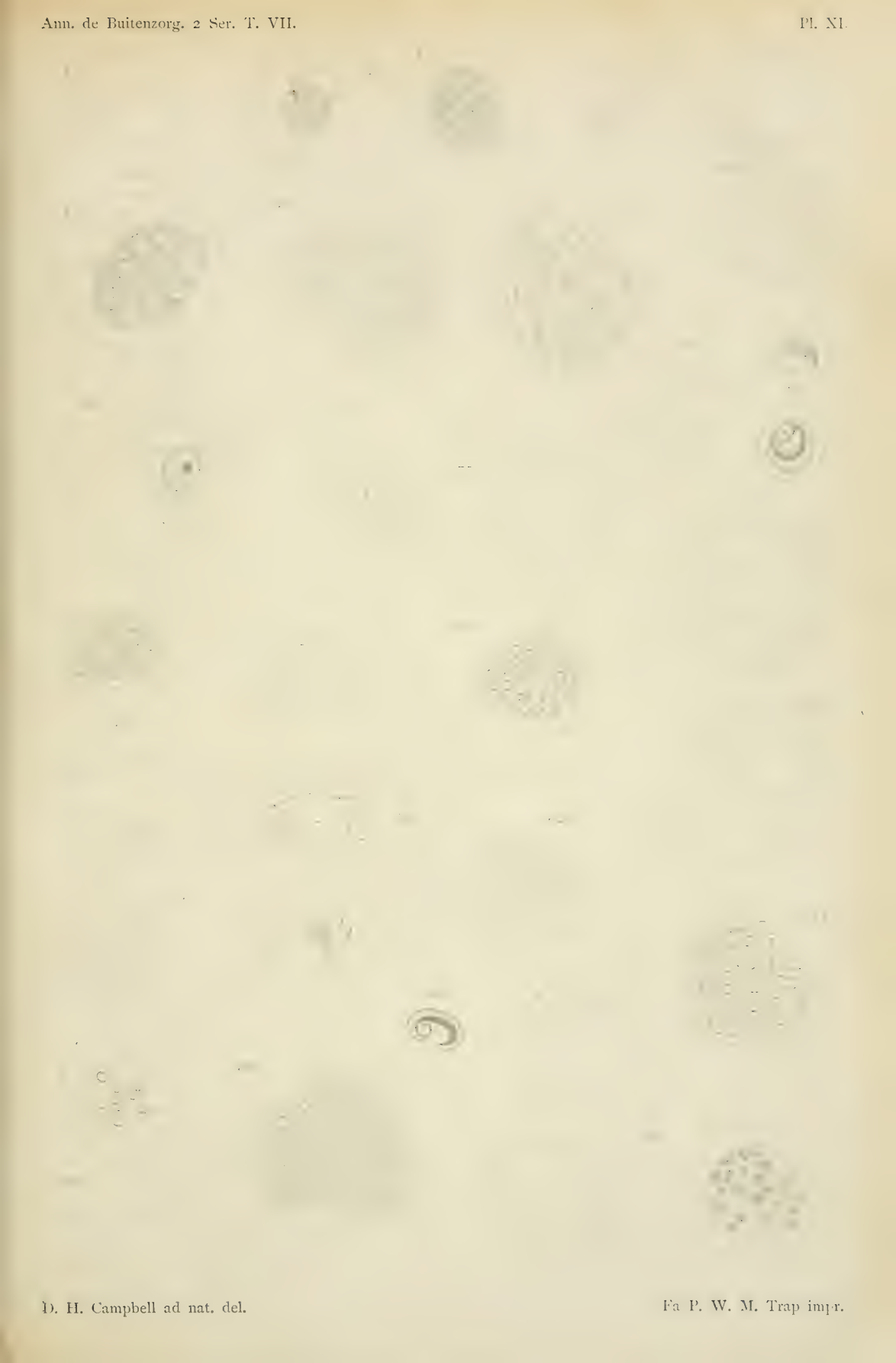
D. H. Campbell ad nat. del. Fa P. W. M. Trap impr.





D. H. Campbell ad nat. del. Fa P. W. M. Trap impr.







D. H. Campbell ad nat. del. Fa P. W. M. Trap impr.



D. H. Campbell ad nat. del. Fa P. W. M. Trap impr.

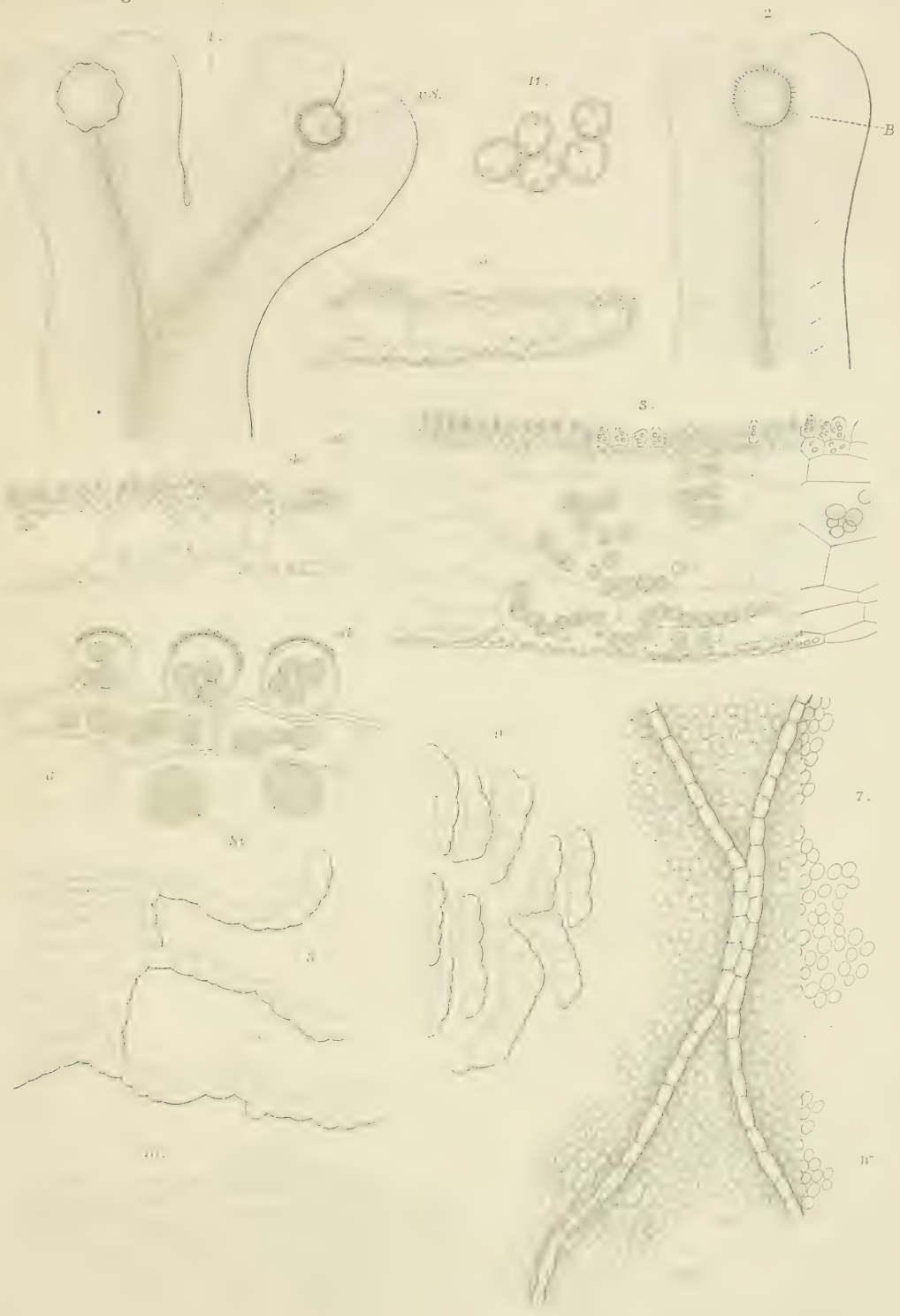


D. H. Campbell ad nat. del. Fa P. W. M. Trap impr.



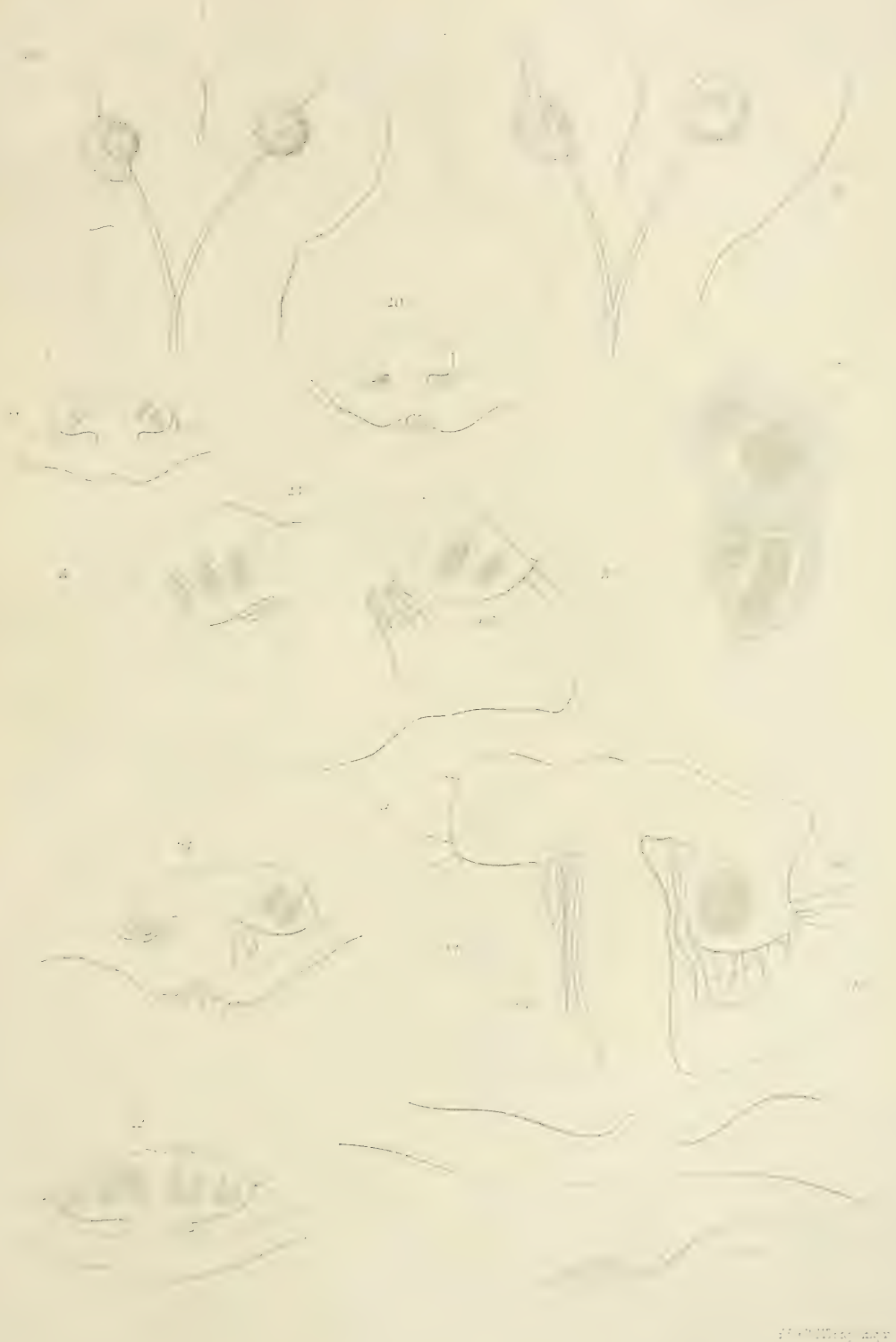


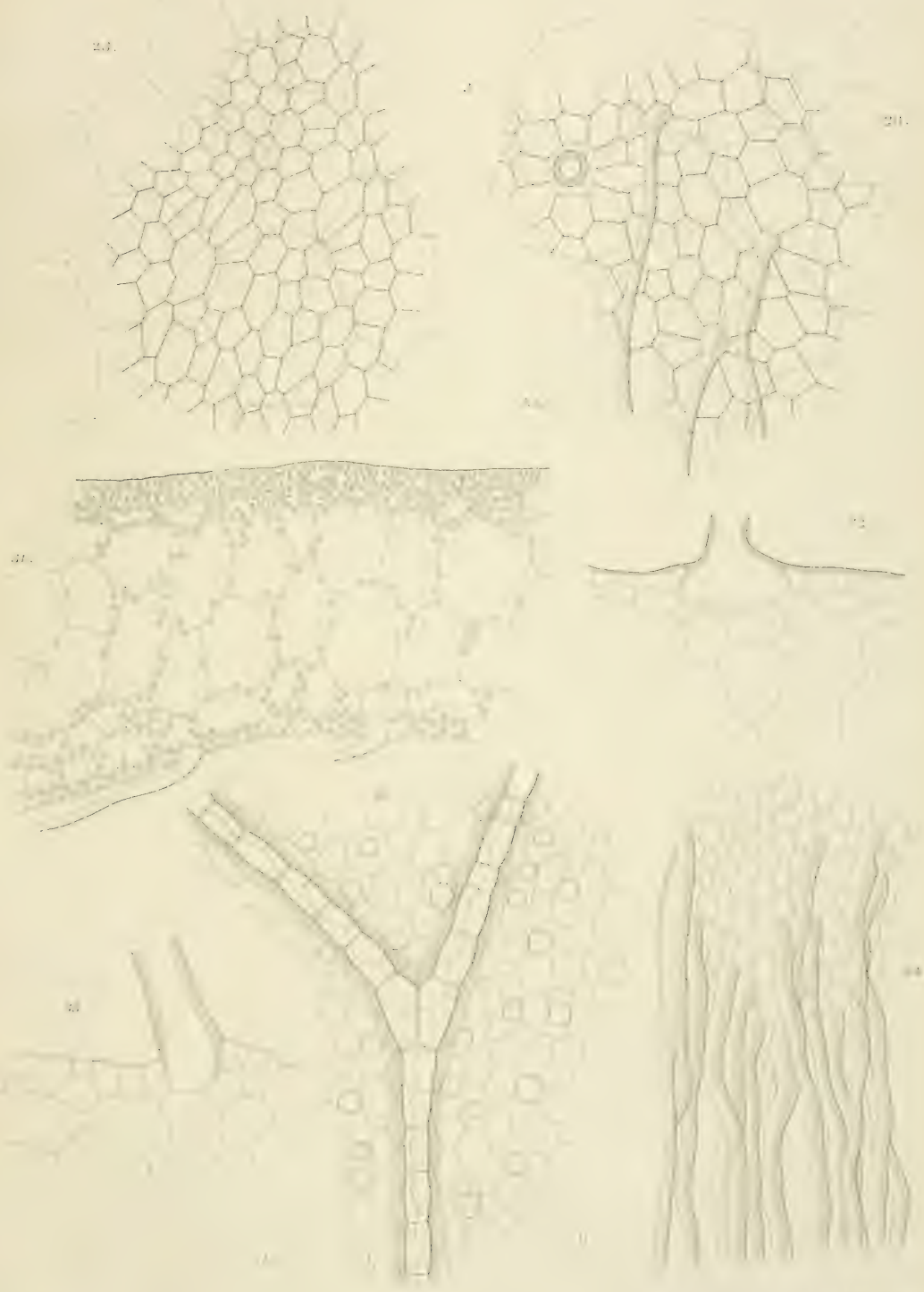


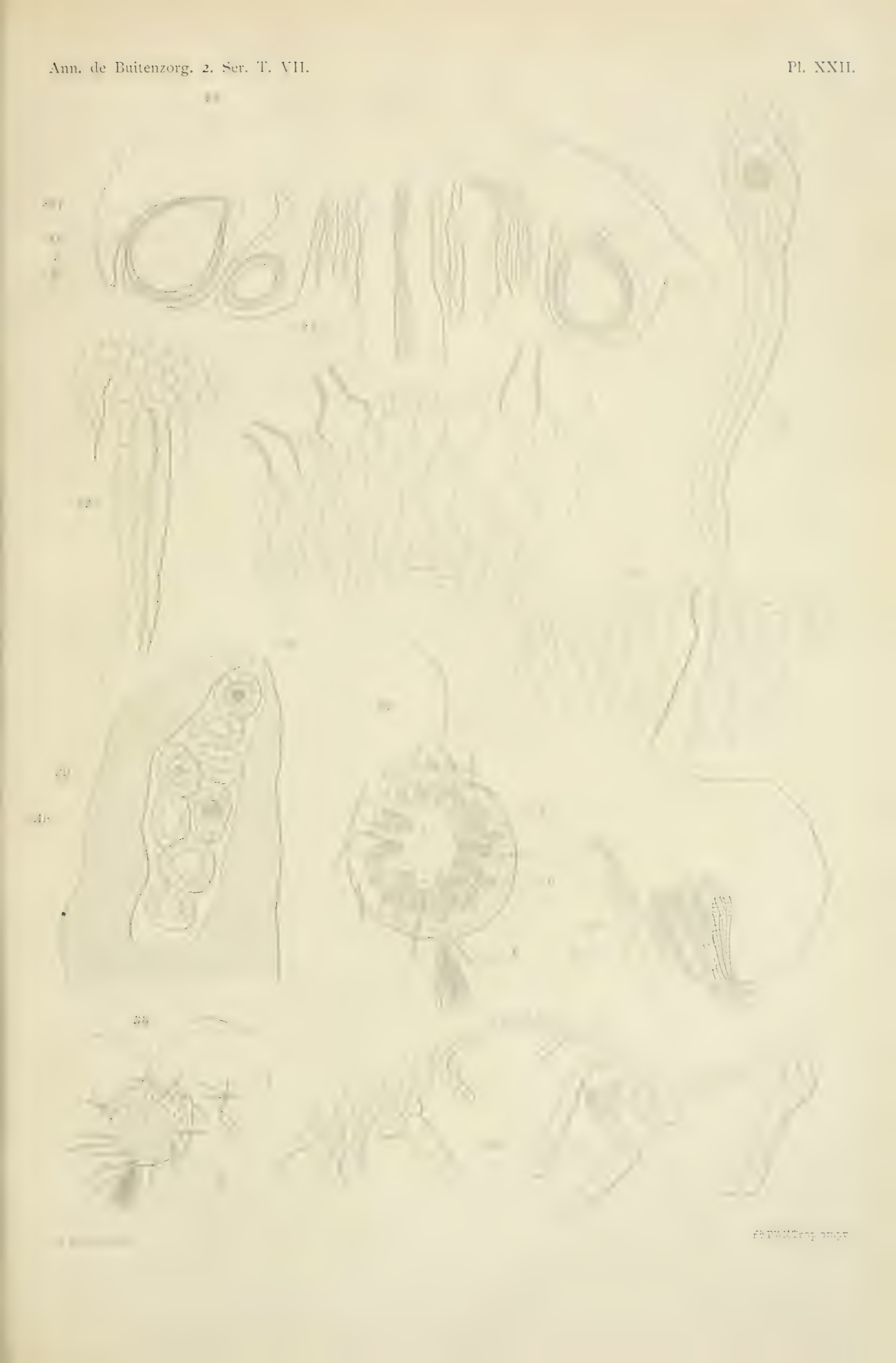


A. Ernst del.















Ch. Bernard, ad nat. del.

Fa. P. W. M. Trap impr.

New York Botanical Garden Library
3 5185 00258 6467